ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie

géologie

minéralogie

4e SÉRIE T. 16 1994 (1995), Nos 2-4

Avril Décembre 1994

ÉDITIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM, PARIS

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : L. Ginsburg.
Rédacteur : P. Dupérier.
Comité de rédaction : H. Lelièvre, E. L. Perseil, F. Poplin, J. M. Rouchy, S. Sen (Univ. PARIS VI), P. Tassy.
Comité scientifique : C. Babin (Lyon), Chang Mee Man (Pékin, Chine), J. Dercourt (Paris), C. Devillers (Paris), M. Durand-Delga (Toulouse), J. H. Franzen (Frankfurt-am-main, Allemagne), Z. Killan-Jaworowska (Oslo, Danemark), J. P. Laveine (Lille), M. Novacek (New York, USA), G. Nelson (New York, USA), C. Patterson (Londres, Angleterre), J. L. Sanz (Madrid, Espagne), H. P. Schultz (Lawrence, USA), P. Taquet (Paris).

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-36-41.

pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-37-01. C.C.P. Paris 9062-62.

pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-34-38.

Abonnements pour l'année 1994 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1800 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 800 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 600 F.
Section C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 600 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **16**, 1994 (1995), section C (Sciences de la Terre : Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 2-4.

SOMMAIRE — CONTENTS

S. Freneix. — Bivalves crétacés du bassin de Tarfaya (Maroc méridional atlantique) : signification écologique et importance paléobiogéographique 243

Cretaceous bivalves from the Tarfaya Basin (South Western Morocco) : ecological significance and palaeobiogeographical impact.

T. Tong-Dzuy, Ph. Janvier & T. Doan-Nhat. — Première découverte d'un placoderme (Vertebrata) dans le Dévonien du bloc Indochinois (Trung Bo, Viêt-nam central) 259

First discovery of a Placoderm (Vertebrata) in the Devonian of the Indochina Block (Trung Bo, Central Vietnam).

N. Jalil. — Étude morphologique et signification phylogénétique de la boîte crânienne d'un Archosauriforme (Diapsida, Archosauromorpha) du Trias de la Série de Zarzaïtine (Algérie) 281

Morphological study and phylogenetic significance of the braincase of an archosauriform (Diapsida, Archosauromorpha) from the Triassic of the Zarzaitine series (Algeria).

D. Sigogneau-Russell. — Further data and reflexions on the tribosphenid mammals (Tribotheria) from the Early Cretaceous of Morocco 291

Données et considérations nouvelles sur les mammifères tribosphéniques (Tribotheria) du Crétacé inférieur du Maroc.

L. Ginsburg & M. Bonneau. — La succession des faunes mammifères miocènes de Pontigné (Maine-et-Loire, France) 313

The succession of the Miocene mammal faunas of Pontigné (Maine-et-Loire, France).

V. Eisenmann & G. F. Baryshnikov. — *Equus* cf. *taubachensis* et *E. hydruntinus* de la grotte de Prolom 2 (Crimée, Ukraine) 329

Equus *cf.* taubachensis *and* E. hydruntinus *from the Prolom 2 cave (Crimea, Ukraine).*

J.-Ph. Brugal. — Le bison (Bovidae, Artiodactyla) du Pléistocène moyen ancien de Durfort (Gard, France) 349

The bison (Bovidae, Artiodactyla) from the Early Middle Pleistocene of Durfort (Gard, France).

E.-A. Perseil, R. Giovanoli & A. Voda. — Les concentrations ferro-manganésifères des Carpates orientales : le gisement de Oiţa (Roumanie) 383

The Ferromanganese formations in the Eastern Carpathians : the ore deposits of Oiţa (Romania).

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (1995),
section C, n° 2-4 : 243-258.

Bivalves crétacés du bassin de Tarfaya (Maroc méridional atlantique) : signification écologique et importance paléobiogéographique

par Suzanne FRENEIX

Résumé. — La faune de Bivalves du bassin de Tarfaya (50 espèces, 33 genres) se répartit en biofaciès successifs : biofaciès initial à *Plicatula (Plicatula) inflata-Neithea (Neithea) syriaca*, infralittoral, de l'Aptien supérieur ; biofaciès à *Cucullaea (Idonearca) chouberti, Lopha syphax, Ptychomya salvani* (avec deux niveaux), circalittoral, de milieu calme, à haute diversité dans les calcaires de l'Albien supérieur, en alternance avec divers biofaciès à huîtres (à *Lopha syphax*, à *Amphidonte obliquata*, à *Pycnodonte vesicularis vesiculosa* ou à *Gyrostrea delettrei*) ; biofaciès identiques dans le Cénomanien mais à diversité décroissante ; biofaciès épibathyal à circalittoral, à très faible diversité dans le Turonien et le Sénonien : lumachelles à *Crassatella (Rochella)* et marnes à *Pycnodonte vesicularis*, dans des conditions confinées de plate-forme. Les relations paléobiogéographiques de la faune, à partir d'affinités étroites avec la province nord-européenne, deviennent principalement méditerranéennes.

Mots-clés. — Bivalves, Crétacé, Maroc, écologie, paléobiogéographie.

Abstract. — *Cretaceous bivalves from the Tarfaya Basin (South Western Morocco) : ecological significance and palaeobiogeographical impact.* The Bivalve fauna (50 species, 33 genera) can be divided into successive biofacies ; infralittoral initial *Plicatula inflata-Neithea syriaca* biofacies in Upper Aptian ; circalittoral *Cucullaea (Idonearca) chouberti, Lopha syphax, Ptychomya salvani* biofacies (with two levels), in quiet water, of high diversity in the calcareous beds of Upper Albian with diverse alternate oyster biofacies (*Lopha syphax*, or *Amphidonte obliquata*, or *Pycnodonte vesicularis vesiculosa*, or *Gyrostrea delettrei* biofacies) ; same biofacies in the Cenomanian, but of decreasing diversity ; epibathyal to circalittoral biofacies of very low diversity ; *Crassatella (Rochella)* shell-beds and marly *Pycnodonte vesicularis* biofacies, in shelf restricted conditions. The paleobiogeographic relationships of this bivalve fauna, from close affinities to the North-European Province tend to be predominantly Mediterranean.

Keywords. — Bivalvia, Cretaceous, Morocco, ecology, palaeobiogeography.

S. FRENEIX, *Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle et URA 12 du CNRS, 8, rue Buffon F-75005 Paris.*

Cette note a pour but premier de réexaminer, à la lumière de travaux effectués sur des malacofaunes du Crétacé d'Afrique et plus particulièrement sur des Ammonites du Crétacé du bassin côtier de Tarfaya, la faune de Bivalves dans un contexte paléoécologique plus précis, et, secondairement, de tenter de mettre en évidence et d'illustrer les relations prépondérantes de cette faune dans le cadre de l'*Atlas Paléobiogéographique* établi par KAUFFMAN (1973 ; 1975) d'après les Bivalves crétacés et en paléogéographie mobiliste selon SMITH & BRIDEN (1979). Le Crétacé moyen-supérieur de Tarfaya suscite toujours un grand intérêt dans la communauté géologique internationale. Il s'agit en effet d'affleurements où l'on peut étudier dans

d'excellentes conditions les faciès anoxiques du Crétacé dont l'importance est considérable depuis que l'on sait leur extension globale dans tous les océans. Tout élément permettant de mieux comprendre les conditions de genèse de ces faciès particuliers sont donc les bienvenus. Il en est ainsi de l'inventaire détaillé des bivalves présents dans les séries allant de l'Aptien supérieur au Campanien, ainsi que d'une étude de la signification environnementale de ces faunes.

CADRE GÉOLOGIQUE ET PARTICULARITÉS DE LA FAUNE DE BIVALVES

La faune analysée provient de récoltes effectuées par CHOUBERT et ses collaborateurs dans 19 coupes du Crétacé et de quelques sites fossilifères isolés (CHOUBERT, FAURE-MURET & HOTTINGER, 1966). Les coupes et gisements cités dans la présente étude proviennent de ce travail (*ibid.*, fig. hors-texte), auquel le lecteur est invité à se reporter. Le bassin côtier de Tarfaya, situé au sud du Maroc, s'étend sur 10 000 km^2 de la région nord du cap Dra jusqu'au Sahara occidental (anciennement Rio de Oro), limité à l'ouest par l'océan Atlantique, à l'est par l'Anti-Atlas. La série fossilifère, de l'Aptien supérieur au Campanien supérieur, a été datée par des Ammonites (COLLIGNON, 1966) à l'exception du Campanien supérieur daté par des Foraminifères. Une étude plus récente due à WIEDMANN *et al.* (1978*a*) n'a pas apporté de modifications fondamentales à l'échelle stratigraphique établie par COLLIGNON. Le Crétacé marin

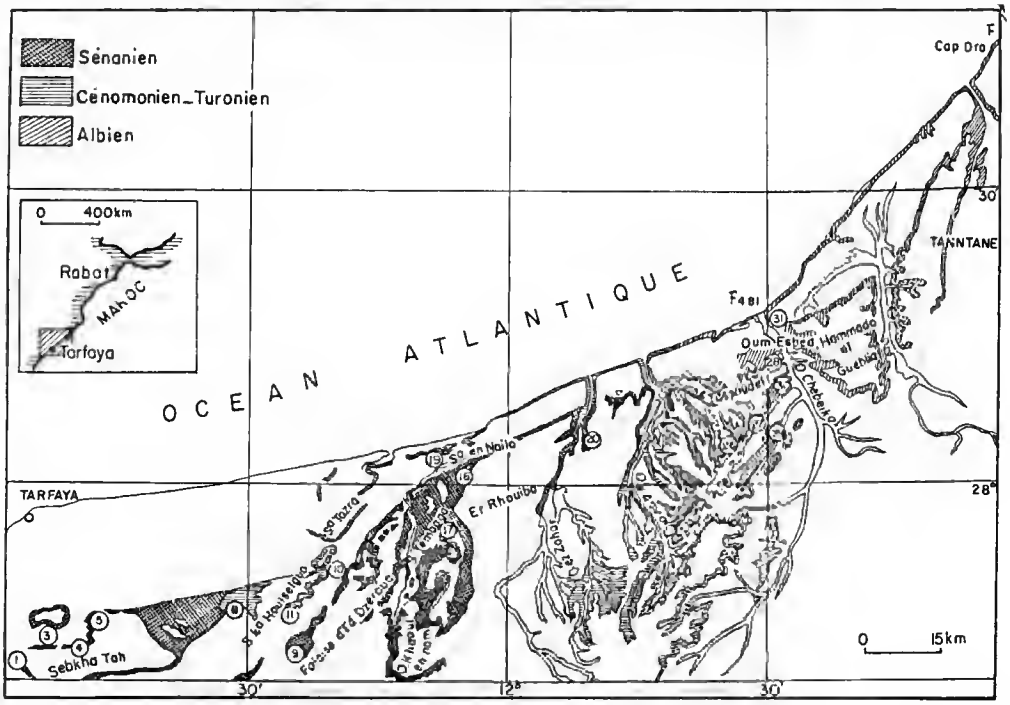


FIG. 1 — Bassin côtier de Tarfaya. Position des coupes et des gisements fossilifères ayant livré des Bivalves dans les affleurements du Crétacé, d'après CHOUBERT *et al.*, 1966. Dessin S. VRAIN.

Coastal Basin of Tarfaya. Locations of the stratigraphical sections and fossiliferous localities which yielded Cretaceous bivalves (from CHOUBERT et al., *1966).*

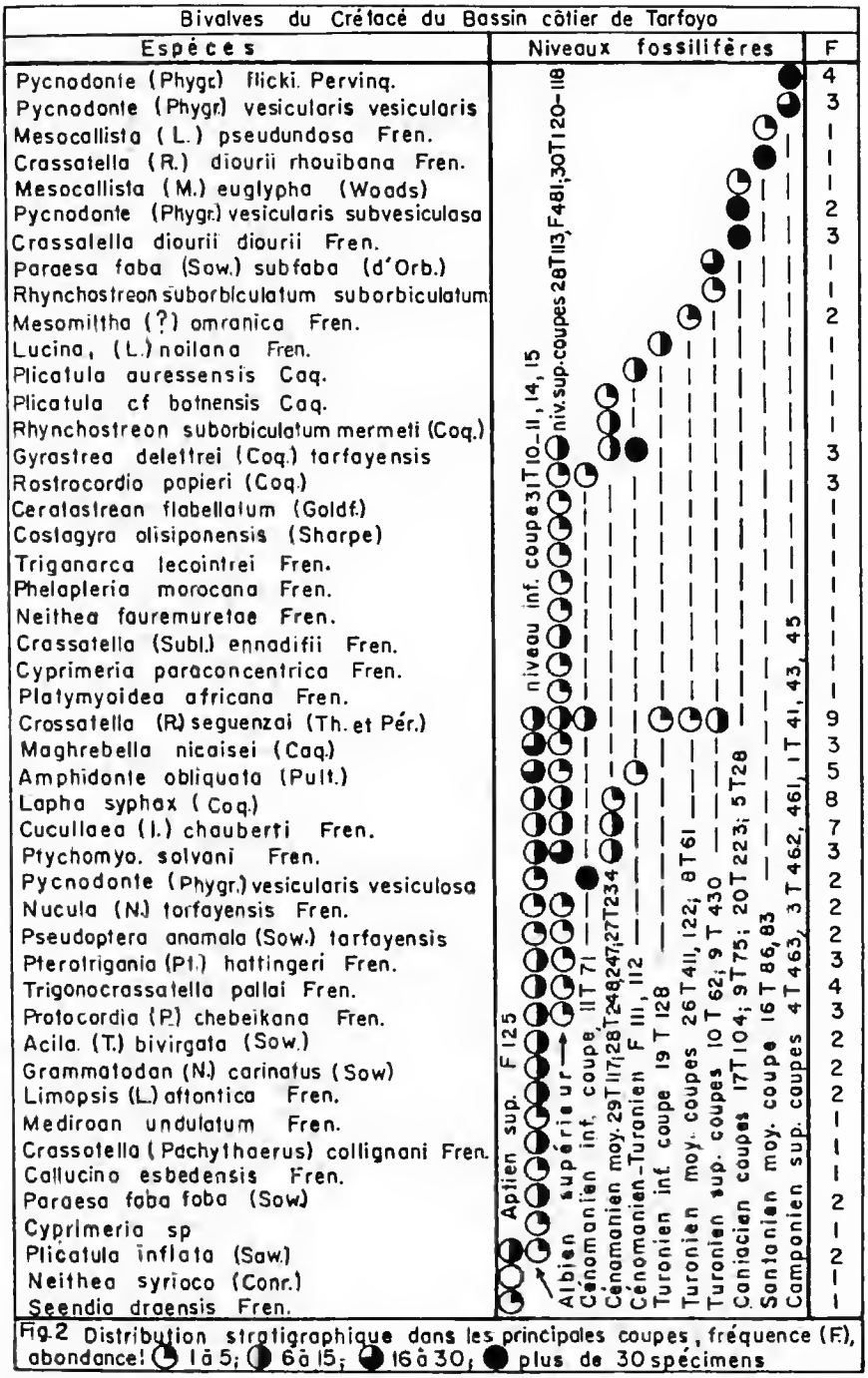


FIG. 2 — Bivalves du Crétacé du bassin côtier de Tarfaya. Distribution stratigraphique des espèces dans les principales coupes. Fréquence et abondance. Dessin S. VRAIN.

Cretaceous bivalves from the coastal Basin of Tarfaya. Stratigraphical distribution of species in the main sections (frequency and number).

affleure largement et s'observe dans les falaises côtières, les escarpements des Hammadas et dans les oueds. D'est en ouest les terrains observés sont de plus en plus récents : Aptien supérieur dans la région du cap Dra, Coniacien et Campanien supérieur dans la Sebkha Tah (fig. 1). Les séquences, d'une épaisseur totale de près de 400 m, sont principalement constituées jusqu'au Cénomanien par des marnes ou argiles sableuses plus ou moins gypsifères alternant avec des bancs calcaires où se concentre la faune ; le Turonien est principalement calcaire ; le Coniacien et le Santonien sont à alternance marnes-calcaires ; le Campanien est marno-calcaire. Il y a deux niveaux repères à miches calcaires et siliceuses dans le Turonien moyen et à la base du Santonien. Les sédiments sont souvent chargés en chlorure de sodium et en gypse et à taux élevé de matière organique.

La faune de Bivalves compte une cinquantaine d'espèces réparties en trente-trois genres (Inocérames exclus, étudiés par SORNAY, 1972). Pauvre dans l'Aptien supérieur avec trois espèces, la faune atteint un maximum de diversité dans l'Albien supérieur avec trente et une espèces ; puis, moins riche dans le Cénomanien avec onze espèces, elle se raréfie dans le Turonien (cinq espèces) et n'en contient plus que trois dans le Coniacien, deux dans le Santonien et deux dans le Campanien (fig. 2).

WIEDMANN *et al.* (1978*b*) estiment qu'un "upwelling" était à l'origine de l'invasion de faunes d'Ammonites boréales dans le bassin de Tarfaya à partir du Cénomanien supérieur et jusqu'au Coniacien ainsi que de l'absence de faune téthysienne nord-africaine. La faune benthique de Bivalves n'accuse pas de renouvellement à base d'éléments boréaux ; en fait, il est incontestable que des conditions évaporitiques et hypoxiques ou anoxiques qui ont pu régner dans les tranches d'eau inférieures des milieux marins peuvent être pour une grande part responsables de l'appauvrissement de la faune du Cénomanien au Sénonien. Ces particularités purement locales ont été signalées par CHOUBERT *et al.* (1966 : 56) et évoquent les dépôts confinés de plates-formes dont des modalités de formation et de sédimentation ont fait l'objet de recherches de BUSSON (1978 ; 1984).

Nous examinerons la succession des divers assemblages et biofaciès dans la série stratigraphique à partir des espèces prédominantes dans les associations (leur abondance et leur fréquence sont indiquées sur la figure 2). Les caractéristiques écologiques sont dégagées et plus particulièrement comparées dans les deux niveaux successifs reconnus dans l'Albien supérieur d'après les faunes d'Ammonites (COLLIGNON, 1966). Sont utilisées des données autécologiques relatives aux pourcentages des deux groupes trophiques (suspensivores et dépositivores). Ce sont les pourcentages de l'épifaune et de ses composants (byssifères épi- et endobyssaux, cémentés, vagiles) et ceux de l'endofaune et de ses constituants siphonés ou asiphonés, fouisseurs superficiels ou plus endogés, mobiles ou peu mobiles (capables de s'enfouir rapidement après avoir été délogés). Ces données, figurant sur un tableau (fig. 3), sont accompagnées d'un schéma des espèces dans leur position de vie présumée, ainsi que d'indications sur leurs dimensions moyennes et leur abondance relative. Les principaux ouvrages consultés sont ceux de STANLEY (1968 à 1977), ROGER (1977), FÜRSICH (1977) et HEINBERG (1979).

Conjointement à cette analyse, les relations faunistiques entre la paléoprovince de Tarfaya et les divers grands domaines d'échanges [le domaine tempéré du nord avec la région euraméricaine, le domaine tropical-subtropical de la Téthys et le domaine tempéré du sud (province de l'Atlantique Sud)] seront brièvement revues d'après l'étude systématique de la faune antérieurement réalisée (FRENEIX, 1972).

Bivalves de l'Albien supérieur du bassin de Tarfaya — Caractéristiques écologiques — Espèces	Niveau supérieur S / Niveau inférieur I	Groupe Trophique: Suspensivore	Groupe Trophique: Dépositivore	Epifaune: Byssifère	Epifaune: Cémentée	Epifaune: Vagile	Endofaune: Asiphonée	Endofaune: Siphonée	Endofaune: Superficielle	Endofaune: Profonde	Endofaune: Peu mobile	Endofaune: Très mobile	Dimension (D) Abondance (A)
NUCULIDAE													
Nucula (Nucula) tarfayensis Fren.	I	S		X			X		X		X		S, I
Acila (Truncacila) bivirgata Saw.	I			X			X		X		X		I
PARALLELONDONTIDAE													
Grammatodon (Nanonovis) carinatus	I		X				X		X		X		I
CUCULLAEIDAE													
Trigonarca lecointrei Fren.		S	X				X		X		X		S
Cucullaea (Idonearca) chauberti	I	S	X				X		X		X		S, I
LIMOPSIDAE													
Limopsis (Limopsis) atlantica Fren.	I		X		X								I
BAKEVELLIIDAE													
Phelopteria moracana Fren.		S	X		X								S
Pseudoptera anomala tarfayensis	I		X		X								I
PECTINIDAE													
Neithea (Neithea) fauremuretae Fren.		S	X			X							S
PLICATULIDAE													
Plicatula (Plicatula) inflata Saw.	I				X								I
GRYPHAEIDAE													
Amphidonte obliquata (Pulten)	I	S	X		X								S, I
Pycnodonte (Phygraea) vesicularis vesiculosa	I		X		X								I
OSTREIDAE													
Lopha syphax (Coq)	I	S	X		X								S, I
TRIGONIIDAE													
Pterotrigonia (Pt) hottingeri Fren.	I	S	X				X		X			X	S, I
LUCINIDAE													
Collucina esbedensis Fren.	I			X			X			X	X		I
CARDITIDAE													
Maghrebella nicolsei (Coq)	I	S	X				X		X		X		S, I
CRASSATELLIDAE													
Crassatella (Rachella) seguenzai	I		X				X		X		X		I
Crassatella (Sublondinia) ennadifii		S	X				X		X		X		S
Crassatella (Pachythaerus) collignoni	I		X				X		X		X		I
Trigonocrassatella palloi Fren.	I	S	X				X		X		X		S, I
ASTARTIDAE													
Ptychomya solvoni Pollo	I	S	X				X		X		X		S, I
Mediraon undulatum Fren.	I		X				X		X		X		I
CARDIIDAE													
Protocardia (P.) chebeikona Fren.	I		X				X		X			X	I
DICEROCARDIIDAE													
Rastracardia papieri (Coq.)		S	X				X		X		X		S
VENERIDAE													
Paraesa faba faba (Saw.)	I		X					X		X		X	I
Cyprimeria sp.	I		X					X		X		X	I
Cyprimeria paraconcentrica		S	X					X		X		X	S

Dimension (D): D: < 2, ↕ 2–5, ↕ 6–10, ↕ > 10cm; A: Nbre spécimens; Position de vie: 1–5, 6–15, 16+

FIG. 3 — Faune de Bivalves des niveaux inférieur (I) et supérieur (S) de l'Albien supérieur. Caractéristiques écologiques et position de vie présumée. Dimension moyenne et abondance de chaque espèce. Dessin S. VRAIN.

Bivalves fauna of the lower (I), and upper levels (II), Upper Albian. Ecological caracteristics and assumed position of life. Average dimensions and number are given for each species.

CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES ET SIGNIFICATION PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUE DES ASSEMBLAGES ET BIOFACIÈS

1. Assemblage de l'Aptien supérieur du nord-est du bassin, région du cap Dra, gisement d'Aoreora (F. 125). Daté par l'Ammonite *Nolaniceras nolani* Seunes et associé à des lithofaciès transgressifs de grès grossiers ou à des marno-calcaires, l'assemblage comprend les trois espèces : *Plicatula inflata* Sow., *Neithea syriaca* (Conrad) (= *N. morrisi* Pict. et Ren.), *Seendia draensis* Freneix.

Caractéristiques écologiques

Avec l'espèce prédominante, *Pl. inflata*, il s'agit d'un biofaciès infralittoral (0-50 m), composé d'épifaune fixée (*Plicatula*) et vagile (*Neithea*) et d'endofaune avec le fouisseur superficiel *Seendia*, évoquant un milieu de chenaux dans un ensemble considéré comme lagunaire, selon WIEDMANN *et al.* (1978*b*).

Signification paléobiogéographique

Ces quelques espèces donnent déjà un aperçu de ce que sera la composition des faunes plus diversifiées de l'Albien. Les corrélations de la paléobioprovince de Tarfaya, appendice sud-occidental de la province maghrébine, sont évidemment prépondérantes avec la région indo-méditerranéenne, mais elles sont souvent importantes avec l'Europe occidentale. Les voies de migration, toujours hypothétiques, sont difficiles à préciser : *Plicatula inflata*, à large répartition de l'Aptien au Cénomanien, depuis l'Europe de l'ouest jusqu'en Crimée-Caucase, serait issue de *Pl. radiola* (Lmk), connue dès l'Hauterivien au Maroc. *Neithea syriaca* (révisée par DHONDT, 1973), probablement originaire d'Europe (Barrèmien de Haute-Savoie), se trouve à l'Aptien aussi bien dans les régions nordiques (Angleterre) que dans la Méditerranée orientale (Liban) et a acquis à l'Albien une dispersion circum-africaine, en atteignant Madagascar et le domaine sud-atlantique (Zoulouland, Angola) peut-être par la voie orientale africaine ou bien par la marge ouest-africaine du proto-Atlantique, bien ouvert à cette époque. Quant à l'espèce locale, *S. draensis*, elle représente un genre peu répandu, d'origine septentrionale au Néocomien, connu à l'Albien dans le domaine euraméricain (Europe occidentale, Arizona).

2. Assemblage de l'Albien supérieur (base) de la région de l'oued Chebeika, dans des bancs calcaires, datés par *Dipoloceras cristatum* Brgt. Étagement circalittoral (50 m-200 m), de pente interne de plate-forme (selon WIEDMANN *et al.*, 1978*b*). Il comprend 31 espèces et sous-espèces, appartenant à 27 genres, distribuées en deux niveaux (fig. 3).

A — NIVEAU INFÉRIEUR (à *Dipoloceras bouchardi* d'Orb.), dans la coupe 31 d'Hassi-Oum-Esbed (gisements T. 10-11, T. 14, T. 15) ayant livré 21 espèces de Bivalves, dont la moitié sont localisées dans le bassin et qui représentent autant de genres et de sous-genres. Il faut préciser que cet endémisme apparent peut être d'ordre taxinomique pour une certaine part, car

l'excellente conservation des Hétérodontes a permis l'identification de genres et d'espèces, certainement présents dans des contrées voisines, mais où, habituellement préservés en moules internes, ils sont restés inexploités. La liste des espèces est la suivante : *Nucula (Nucula) tarfayensis* Fren., *Acila (Truncacila) bivirgata* (Sow.), *Grammatodon (Nanonavis) carinatus* (Sow.), *Cucullaea (Idonearca) chouberti* Fren., *Limopsis (Limopsis) atlantica* Fren., *Pseudoptera anomala* (Sow.) *tarfayensis* Fren., *Plicatula inflata* (Sow.), *Amphidonte obliquata* (Pulteney) (= *A. conica* (Sow.)), *Lopha syphax* (Coq.) [1], *Pycnodonte (Phygraea) vesicularis* (Lmk) *vesiculosa* (Sow.), *Pterotrigonia (Pterotrigonia) hottingeri* Fren., *Callucina esbedensis* Fren., *Maghrebella nicaisei* (Coq.), *Crassatella (Rochella) seguenzai* (Thomas et Péron), *Crassatella (Pachythaerus) collignoni* Fren. et sous-espèce *subtealli* Fren., *Trigonocrassatella pallai* Fren., *Mediraon undulatum* Fren., *Ptychomya salvani* Palla, *Protocardia (Protocardia) chebeikana* Fren., *Paraesa faba faba* (Sow.), *Cyprimeria* sp.

Les espèces dominantes définissent un biofaciès à *Amphidonte obliquata, Pterotrigonia hottingeri, Maghrebella nicaisei, Trigonocrassatella pallai* ; les espèces exclusives sont *Limopsis atlantica, Mediraon undulatum, Protocardia chebeikana.*

Caractéristiques écologiques

Les espèces (à l'exception des huîtres à test calcitique mieux préservé) ont en général un test épais recristallisé en calcite.

Le fait que les deux valves soient souvent restées en connexion laisse présumer qu'il n'y a pas eu de transport notable au-delà de leurs biotopes, bien que les lumachelles correspondent à des thanatocénoses. C'est une faune de profondeur modeste qui ne devait guère excéder 50 m, composée en grande majorité de suspensivores (90 %), d'une minorité de dépositivores (10 %) ; les épibiontes (28 %) sont en proportion inférieure à celle des endobiontes (72 %). Parmi ces derniers, des fouisseurs superficiels (80 %) sont nettement plus abondants que les fouisseurs profonds (20 %) qui s'enfoncent dans les sédiments bien au-dessous de l'interface sédiments-eau (fig. 3-4). Les huîtres, *Lopha* et *Amphidonte*, sont des genres euhalins, dont les morphotypes spécifiques caractérisés, chez l'une (*L. syphax*) par des expansions aliformes et des épines développées et chez l'autre (*A. obliquata*) par une taille géante, évoquent une adaptation au substrat meuble que devaient constituer les boues calcaires ainsi qu'un biotope favorable à ces huîtres. La présence d'épibiontes peu nombreux, la supériorité en nombre de fouisseurs lents (67 %) sur les fouisseurs plus agiles (33 %) dénotent des fonds calmes.

Signification paléobiogéographique

La faune peut être répartie en trois stocks selon l'origine probable des espèces connues en dehors du bassin et celle des espèces, ou groupes d'espèces, les plus étroitement apparentées lorsqu'il s'agit d'espèces localisées dans le bassin. Selon cette estimation très approchée, on obtient les pourcentages suivants, que nous reportons sur une carte paléogéographique (schéma fig. 5, d'après Kauffman, 1973 et Smith & Briden, 1979).

Stock euraméricain, essentiellement nord-européen (55 %) comprenant d'une part, les espèces d'origine européenne suivantes : *Acila bivirgata, Grammatodon carinatus, Pseudoptera*

1. Stenzel (1971) et Malchus (1990) ont modifié la taxinomie de cette espèce, ainsi que d'autres dans ce travail. Notre opinion sur les conceptions taxinomiques de ces auteurs sera discutée dans un travail en cours.

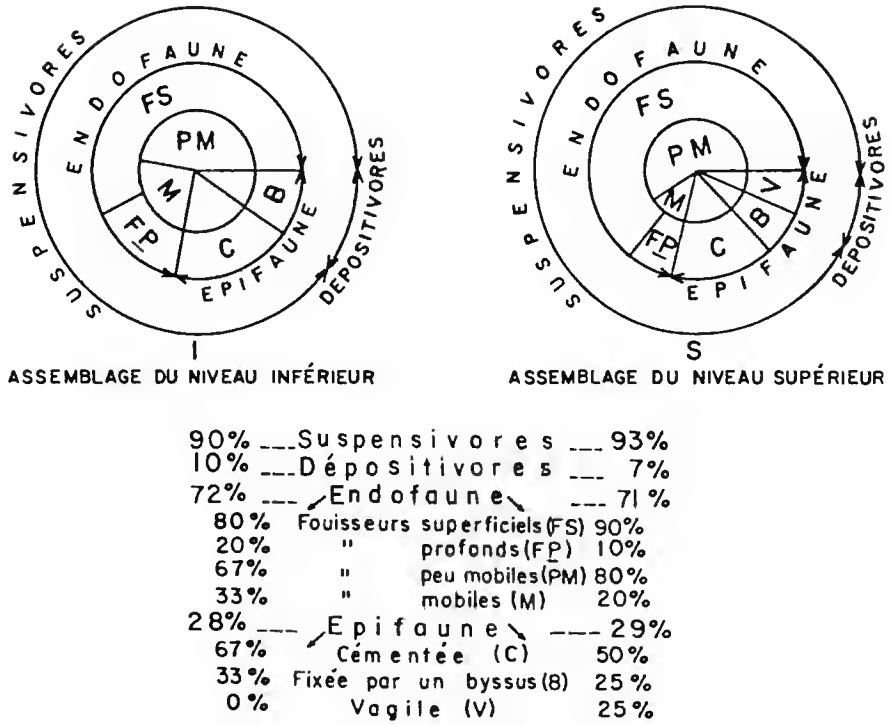


FIG. 4 — Comparaison des caractères écologiques des assemblages de Bivalves des niveaux inférieur (I) et supérieur (S) de l'Albien supérieur. Dessin S. VRAIN.

Comparisons of the ecological features of the bivalves assemblages (lower (I), and upper levels (II), Upper Albian. Drawings by S. VRAIN.

anomala, Plicatula inflata, Paraesa faba faba et, d'autre part, les espèces à affinités septentrionales : *Limopsis atlantica, Callucina esbedensis, Crassatella (P.) collignoni.*

Stock téthysien indo-méditerranéen (30 %), principalement maghrébin, avec *Crassatella (R.) seguenzai, Maghrebella nicaisei, Lopha syphax* (à large distribution téthysienne jusqu'au Pérou) et les espèces locales : *Mediraon undulatum* (voisine d'une espèce libanaise de l'Aptien), *Protocardia chebeikana* (rappelant certaines espèces de l'Aptien-Albien du Liban et du Sinaï).

Stock téthysien américain (15 %) : *Cucullaea (I.) chouberti* (voisine de *C. brevis* d'Orb. du Crétacé inférieur de Colombie) ; *Pterotrigonia hottingeri* (de la lignée de *Pterotrigonia tocaimana* du Crétacé inférieur de la province des Caraïbes), *Ptychomya salvani* (voisine de *Pt. mexicana* Muellerried de l'Aptien du Mexique).

B — NIVEAU SUPÉRIEUR (à *Mortoniceras inflatum* Sow.) de la coupe 28 de l'oued Chebeika (niveau T. 113 ou 249) et gisement T. 481, avec 14 espèces dont 8 du niveau précédent (fig. 3-4) : *Nucula tarfayensis, Cucullaea chouberti, Amphidonte obliquata, Lopha syphax, Pterotrigonia hottingeri, Maghrebella nicaisei, Trigonocrassatella pallai, Ptychomya salvani* et les espèces

locales *Trigonarca lecointrei, Phelopteria marocana, Crassatella (S.) ennadifii, Cyprimeria paraconcentrica*, et 2 espèces nord-africaines *Neithea fauremuretae* et *Rostrocardia papieri*.

Les espèces dominantes définissent un biofaciès à *Cucullaea (I.) chouberti, Ptychomya salvani*, auxquelles viennent s'associer les espèces exclusives *Trigonarca lecointrei* et *Phelopteria marocana* (fig. 3).

Caractéristiques écologiques

Les suspensivores sont encore abondants (93 %) alors que les dépositivores (7 %) sont réduits à une seule espèce ; les proportions d'endofaune (71 %) et d'épifaune (29 %) sont très voisines des précédentes : 90 % d'endogés superficiels pour 10 % d'endogés profonds. On peut estimer qu'il existe des différences plus tangibles dans la proportion plus importante de fouisseurs peu mobiles (80 %) par rapport à celle des fouisseurs très mobiles (20 %). Sans doute peut-on conclure que, dans le secteur correspondant, l'hydrodynamisme tendait à être encore plus réduit. Par contre, dans des régions très voisines où ne subsistent que certaines huîtres agglomérées, l'agitation des fonds devait être plus grande.

Signification paléobiogéographique

Le stock euraméricain ne comprend plus qu'une espèce *A. obliquata* ; son pourcentage est faible (10 %), tandis que le stock indo-méditerranéen est majoritaire (60 %), avec *L. syphax, M. nicaisei, R. papieri, N. fauremuretae* et les espèces locales *Crassatella ennadiffii* rappelant *baudeti*, et *T. lecointrei* proche de *T. parallela* Coq., espèces du Cénomanien d'Algérie. Le stock téthysien américain (30 %) est identique au précédent.

REMARQUE

La plupart des espèces nord-africaines apparaissent plus tôt (à l'Albien supérieur) dans le bassin côtier de Tarfaya que dans les autres bassins d'Afrique du Nord où elles ne sont généralement signalées qu'à partir du Cénomanien. Certaines pourraient prendre souche dans la Téthys américaine comme, par exemple *Maghrebella nicaisei* semblant proche de *Venericardia subparallela* (Gerhardt) du Crétacé inférieur de Colombie ou *Phelopteria marocana*, peut-être issue de *Ph. (?) bosei* Perkins du Crétacé inférieur du Mexique (Indidura Formation) et à l'origine de *Ph. kitsoni* Cox du Cénomanien de Gold Coast, du Niger, du Turonien du Nigeria. *Neithea fauremuretae* paraît plus proche de *N. occidentalis* Conrad de l'Albien de la côte du golfe du Mexique ou de *N. bahiensis* Brito de l'Aptien (Formation Algodoès, état de Bahia) du Brésil que de *N. alpina* d'Orb. de l'Albien-Sénonien d'Europe, d'Afrique... très largement répandue (= *N. ficalhoi* Choffat de l'Albien d'Angola *in* DHONDT, 1973).

On peut en conclure que la paléoprovince de Tarfaya, tout en s'intégrant dans la partie nord-africaine de la région indo-méditerranéenne reste encore soumise à des influences importantes de la Téthys américaine.

C — ASSEMBLAGES ET BIOFACIÈS OLIGO OU MONOSPÉCIFIQUES DE L'ALBIEN SUPÉRIEUR

a) Gisement de oued Chebeika (T. 250), avec seulement 2 espèces : *Amphidonte obliquata* et *Platymoidea africana* Fren. Cette dernière est à affinités européenne et nord-africaine.

b) Biofaciès à huîtres du pied sud-est de la Hammada des sources de l'oued Ougnane Ted-Li (coupe 30). Des grès (T. 120) à *Costagyra olisiponensis* (Sharpe) et *Gyrostrea delettrei* (Coq.) *tarfayensis* Fren. précèdent des marnes épaisses à *Lopha syphax* (T. 119) que surmontent des calcaires marneux (T. 118) à *Ceratostreon flabellatum* (Goldf.).

Caractéristiques écologiques

Ces biocénoses à huîtres peuvent évoquer des oscillations marines, la présence de hauts-fonds ou de barrières facilitant l'installation de bancs d'huîtres euryhalines comme ceux, très probablement, à *G. delettrei* (espèce proche des *Crassostrea*) associée à des faciès détritiques, ou indiquer des substrats meubles plus profonds propices aux *Lopha* ou aux Pycnodontes préférant des salinités normales.

Des niveaux salés apparaissent dès l'Albien supérieur et se développeront au cours des étages suivants. Des bancs d'huîtres pouvant atteindre plus de 20 m d'épaisseur succèdent généralement à des marnes à gypse et à huîtres plus disséminées.

3. Assemblages dans les bancs calcaires et biofaciès détritiques à huîtres du Cénomanien

A — Argiles sableuses à gypse et à huîtres du bord nord de la Hammada Tassagdelt (coupe 28, T. 248) à *Gyrostrea delettrei tarfayensis* et *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lmk) *mermeti* (Coq.) et bancs à *Gyrostrea delettrei* de l'oued El-Amra (T. 130). Dans la partie ouest du bassin, des grès du Cénomanien inférieur à *Euturrilites scheuhzerianus* Bosc de la base de la coupe (11, T. 71) d'Ed-Dzeroua, en bordure de la Sebkha Houiselgua, sont riches en *Pycnodonte (Phygraea) vesicularis* (Lmk) *vesiculosa* (Sow.) et passent à des bancs calcaires.

B — Bancs calcaires qui viennent d'être évoqués à *Crassatella (Rochella) seguenzai* et *Rostrocardia papieri*. Bancs lumachelliques du Cénomanien moyen (à *Calycoceras* cf. *newboldi* et *Acanthoceras*) dans le sud-est du bassin, coupe 29 (T. 117, pied sud-est de la Hammada des sources de l'oued Ougnane Tel-Li), coupe 28 plus au nord (T. 247, Hammada Tassagdelt, bord nord) et coupe 27 (T. 234, Ougnane Tel-Li, amont), où ont été récoltées : *Cucullaea (I.) chouberti*, *Plicatula* cf. *batnensis* Coq., *Lopha syphax*, *Ptychomya salvani*. Lumachelles cénomano-turoniennes de l'oued Chebeika (T. 111, 112, éperon sud-est de la Hammazda Tassegdelt) à *Plicatula auressensis* Coq., *Amphidonte obliquata*, *Lopha syphax*, *Crassatella (R.) seguenzai*.

Signification paléoécologique

Les biofaciès à huîtres appellent les mêmes remarques que précédemment. Les bancs calcaires lumachelliques sont, par contre, beaucoup moins diversifiés que ceux de l'Albien et tendent vers des biofaciès oligospécifiques qui caractériseront les peuplements en bivalves des fonds marins du Turonien et du Sénonien.

Signification paléobiogéographique

Les quelques espèces qui font leur apparition au Cénomanien dans le bassin de Tarfaya sont à large distribution indo-méditerranéenne ; ce sont *Plicatula auressensis*, *Pl. batnensis* et

Rh. suborbiculatum mermeti. Bon nombre d'espèces nord-africaines étendront leur aire de dispersion lors de la grande transgression mésocrétacée péri-africaine et transafricaine de l'océan Atlantique et de la Méditerranée (Busson, 1972 : 326). Panafricaines, certaines d'entre elles gagneront aussi bien le domaine tempéré du nord, comme *Gyrostrea delettrei* et *Costagyra olisiponensis* connues en Touraine et en Vendée (France), que le domaine téthysien occidental, *G. delettrei, C. olisiponensis* et *Rhynchostreon suborbiculatum* se propageant en Téthys américaine (Pérou, Colombie).

4. Biofaciès à *Crassatella (Rochella)* oligospécifiques des calcaires du Turonien et du Sénonien

Étagement épibathyal (200 m ?- 400 m) de pente externe de plate-forme, puis de pente interne, circalittorale (50 m-200 m), selon Wiedmann *et al.* (1978*b*, fig. 1). Les Bivalves accusent une très grande raréfaction avec deux ou trois espèces seulement par gisement. Les causes en sont multiples : approfondissement, confinement plus long accompagné de conditions sapropéliques et anoxiques dans le corps d'eau inférieur.

A — Turonien à *Crassatella (Rochella) seguenzai* (Thom. et Pér.)

a) Turonien inférieur, barre marno-calcaire de base à *Mammites nodosides* et *Selwynoceras zeharense* Coll., de la Sebkha En-Naila (coupe 19, T. 128) à *Lucina (Lucina) nailana* Fren. et *Crassatella (R.) seguenzai* (Thomas et Péron).

b) Turonien moyen, niveau repère inférieur à miches, à *Benuites* : sud de l'oued Ougnane Tel-Li (coupe 26, T. 122, T. 411), avec *Mesomiltha (?) amranica* Fren. et *Crassatella (R.) seguenzai.* Bordure ouest de la Sebkha Houiselgua (coupe 8, T. 61) avec *Crassatella (R.) seguenzai.*

c) Turonien supérieur de la falaise de la Hammada Ed-Dzeroua, sous le replat de 120 m (coupe 9, T. 430), marnes à *Rhynchostreon suborbiculatum suborbiculatum, Crassatella (R.) seguenzai, Paraesa faba* Sow. *subfaba* d'Orb. et coupe 10 (T. 62), Alfaze, près de la piste de Tarfaya, avec *Crassatella (R.) seguenzai.*

Caractéristiques écologiques

Les conditions sont peu favorables aux Bivalves, l'espèce qui les tolère le mieux s'avère être *Crassatella (R.) seguenzai*, suspensivore, fouisseur superficiel, à laquelle s'associent des Lucines (*Lucina, Mesomiltha ?*), dépositivores et fouisseurs profonds, bien connues pour s'adapter à des paléoenvironnements anaérobies (Jackson, 1977). *Crassatella seguenzai*, formant des bancs repères sur plus de 100 km (Choubert *et al.*, 1966 : 50), apparaît comme une espèce opportuniste colonisante, eurytope, caractéristique de ces paléocommunautés confinées, anormales du Turonien supérieur, la présence d'Exogyres (groupe ex *columba*) laisse présumer une profondeur modérée, un retour à une oxygénation normale.

B — Sénonien à *Crassatella (Rochella) diourii* Fren.

a) Coniacien inférieur (à *Prionocycloceras guyabanum*) constitué de bancs de calcaire marneux à Inocérames de la Sebkha Tembaga, coupe 17 (T. 104), avec *Cr. (R.) diourii* ; bancs

de même type au sud de la Gara Toukdem (coupe 9, T. 75), à *Cr. (R.) diourii* accompagnée de *Mesocallista (Mesocallista) euglypha* (Woods), alternant avec des couches marneuses salifères, parfois imprégnées de matière organique.

b) Biofaciès à *Pycnodonte (Phygraea) vesicularis* Lmk *subvesiculosa* (Renngart.) des marnes de l'oued Es-Achar, près de Hassi Bou-Emgara, du Coniacien inférieur (coupe 20, niveau T. 223).

c) Coniacien supérieur (à *Peroniceras*), couche de marno-calcaire salifère compact, chargée de matières organiques de la Sebkha Tah, bord nord (coupe 5, niveau T. 28) à *Crassatella (R.) diourii diourii*.

d) Lumachelles à Inocérames et à *Crassatella (R.) diourii rhouibana* Fren. du Santonien moyen (à *Texanites texanum* Roem.) coupe 16, niveau T. 83 et, parmi une série marneuse, calcaire caverneux (niveau 82) n'ayant livré qu'une seule espèce, *Mesacallista (Larma) pseudundosa* Fren.

Caractéristiques écologiques

Le biofaciès à *Crassatella (Rochella)* persiste, avec toutefois une espèce nouvelle issue de la précédente et un changement d'espèces accompagnatrices, des Veneracea remplaçant les Lucinidae. Des Inocérames de petite taille viennent s'y associer. Certains appartiennent au groupe de *I. labiatus* qui serait endobyssal (« endobyssate » : STANLEY, 1972).

Signification paléobiogéographique

Parmi les deux espèces de Veneracea, l'une est d'affinité européenne ; l'autre (*M. englypha*), originaire de l'Atlantique sud, fait preuve d'une large répartition dans les bassins de l'ouest africain du Turonien ou Maastrichtien.

5. Marnes à gypse ou marno-calcaires à *Pycnodonte (Phygraea) vesicularis vesicularis* (Lamarck)-*flicki* Pervinquière du Campanien supérieur (daté par des Foraminifères du bord nord de la Sebkha Tah). La coupe 1 (niveaux T. 461, T. 462) et la coupe 4 (niveau T. 46) n'ont fourni que *P. flicki*, tandis que les deux espèces sont associées dans la coupe 1 (niveaux T. 41, T. 43, T. 42) ; parmi elles, *P. flicki* est dominante.

Caractéristiques écologiques

Ces Pycnodontes indiquent des conditions normales de salinité, mais la grande réduction du corps de l'animal chez *P. flicki* (écomorphe de *P. vesicularis* ?) est encore significative de milieu probablement peu oxygéné.

CONCLUSIONS

Les restes fossilisés de la faune de Bivalves reflètent des variations des paléomilieux et leurs récurrences sur les fonds marins durant près de 40 millions d'années, de l'Aptien supérieur au

Campanien supérieur, sur cette marge de plate-forme correspondant au bassin côtier de Tarfaya. Cette faune, en étroite dépendance avec l'évolution du bassin et des lithofaciès, fait preuve d'une très grande raréfaction au cours des épisodes hypoxiques ou anoxiques qui affectèrent les corps d'eau inférieurs des fonds marins à partir du Cénomanien principalement et jusqu'au Campanien supérieur. Les marnes plus ou moins gypsifères n'ont livré que des huîtres. Aux calcaires sont associés des biofaciès à Bivalves, polyspécifiques dont la diversité est optimale à l'Albien supérieur et qui indiquent un milieu circalittoral calme, dans les régions de l'embouchure de l'oued Chebeika et du bord nord de la Hammada Tassegdelt. Cependant cette diversité varie localement et dans le temps. Les biofaciès à huîtres sont multiples et significatifs, tantôt de salinité normale (vases à *Lopha syphax*), tantôt de milieu saumâtre (bancs à *Gyrostrea delettrei*). Dans les calcaires, la diversité des biofaciès décroît au cours du Cénomanien et apparaissent des lumachelles à *Crassatella (Rochella) seguenzai*, espèce déjà présente, mais sporadique à l'Albien supérieur. Au Turonien, seules se manifesteront ces paléocommunautés à *Crassatella (Rochella) seguenzai*, espèce opportuniste, parfois associée à des Lucines et à des Inocérames dans les régions de la Hammada des sources de l'oued Ougnane Tel-Li à l'est, de la Sebkha en-Naila au centre, de la Sebkha Houiselgua au sud. Cette paléocommunauté se retrouve au Coniacien, observable dans la Sebkha Tembaga au centre et dans la Sebkha Tah au sud, avec toutefois un changement d'espèce, et elle se renouvelle au Santonien moyen dans la Hammada Er-Rhouiba. Les marnes à huîtres ne conserveront que la lignée de *Pycnodonte (Phygraea) vesicularis*, espèce cosmopolite, déjà présente à l'Albien supérieur dans le bassin ; ce sont les marnes coniaciennes à *P. (Ph.) vesicularis subvesiculosa* de la région d'Hassi Bou-Emgara et les marnes et marno-calcaires du Campanien supérieur à *P. (Ph.) vesicularis vesicularis* et *P. (Ph.) flicki* du rebord nord de la Sebkha Tah.

Au plan paléobiogéographique, à l'Albien supérieur, le nombre élevé d'espèces locales qui apparaissent fait du bassin de Tarfaya un centre d'endémisme. C'est aussi le berceau d'origine de nombreuses espèces africaines. Par sa situation géographique à un carrefour de voies d'échanges nord-sud, ouest-est et est-ouest, le bassin de Tarfaya offre d'étroites affinités faunistiques avec la province nord-européenne de la région euramèricaine, domaine tempéré du nord (reconstitution globale de KAUFFMAN) ; il reçoit des influences de la Téthys américaine, mais s'intègre dans la région indo-méditerranéenne du domaine téthysien tropical et plus particulièrement dans la paléobioprovince du Maghreb du Crétacé moyen à laquelle il appartient, malgré son isolement relatif.

Remerciements

L'auteur souhaite exprimer sa gratitude envers le Pr G. BUSSON du Laboratoire de Géologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris ainsi qu'envers le Dr A. DHONDT de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles, pour leur lecture et les améliorations apportées à son manuscrit. Ses remerciements s'adressent également aux dessinatrices du Muséum, S. VRAIN et F. PILARD.

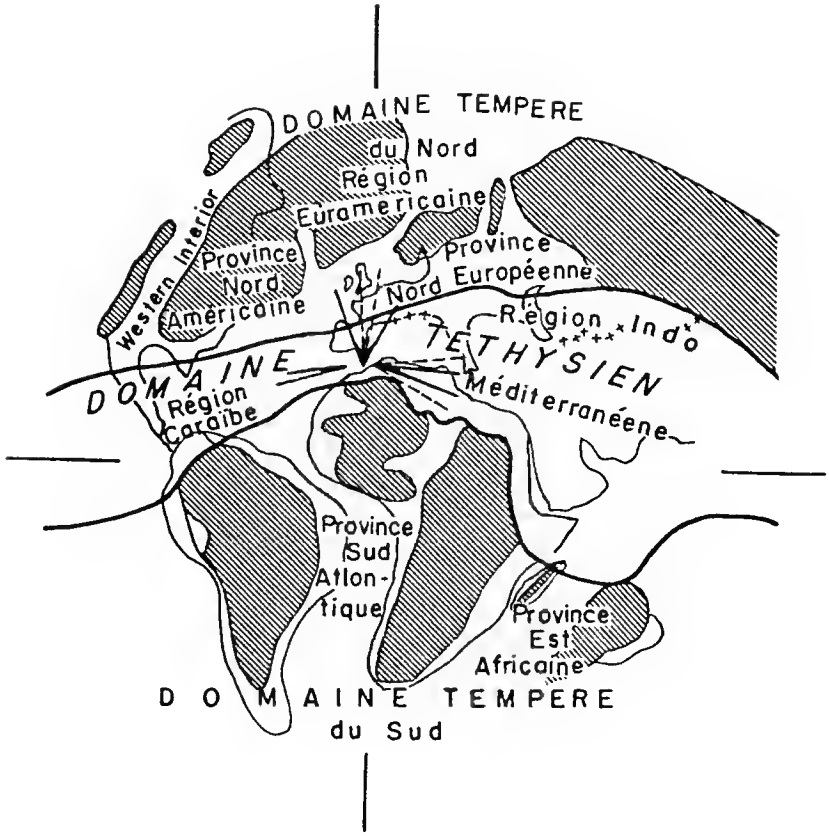


FIG. HORS-TEXTE — Relations paléobiogéographiques de la faune de Bivalves de l'Albien supérieur du bassin côtier de Tarfaya (flèches). (Trait plein : niveau inférieur ; trait pointillé : niveau supérieur) selon l'importance des affinités avec la province nord-européenne du domaine tempéré, la région indo-méditerranéenne et la province Caraïbe du domaine téthysien. Schéma selon KAUFFMAN (1973), SMITH & BRIDEN (1979). Dessin S. VRAIN.

Paleobiogeographical relations of the bivalves fauna from the upper Albian of the coastal Basin of Tarfaya (arrows). (plain line : lower level ; dotted line : upper level) according to the affinities with the North-European Province of the temperate domain, the Indo-Mediterranean region and the Caribbean Province of the Tethysian domain. From KAUFFMAN (1973), SMITH & BRIDEN (1979). Drawing by S. VRAIN.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BUSSON, G., 1972. — Principes, méthodes et résultats d'une étude stratigraphique du Mésozoïque saharien. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, Série C, **26** : 441 p.

— 1978. — L'unité des faciès confinés en milieu de plate-forme carbonatée. Livre Jubilaire Jacques Flandrin. *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, H.S., **4** : 87-112.

— 1984. — Relations entre la sédimentation du Crétacé moyen et supérieur de la plate-forme du Nord-Ouest africain et les dépôts contemporains de l'Atlantique centre et nord. *Eclog. Geol. Helv.*, **77** (2) : 221-235.

CHOUBERT, G., A. FAURE-MURET, & L. HOTTINGER, 1966. — Aperçu géologique du bassin côtier de Tarfaya. Stratigraphie. *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, I (175) : 7-219.

COLLIGNON, M., 1966. — Les Céphalopodes crétacés du bassin côtier de Tarfaya. Paléontologie. *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, **II** (175) : 149 p.

DHONDT, A. V., 1973. — Systematic revision of the subfamily Neitheinae (Pectinidae, Bivalvia, Mollusca) of the European Cretaceous. *Inst. Roy. Sc. Nat. Belg., Mém.* 176 : 101 p.

FRENEIX, S., 1972. — Les Mollusques bivalves crétacés du bassin côtier de Tarfaya (Maroc méridional). Paléontologie. *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, **III** (228) : 49-255.

FÜRSICH, F. T., 1977. — Corallian (Upper Jurassic) marine benthic associations from England and Normandy. *Palaeontology*, **20** (2) : 337-385.

HEINBERG, C., 1979. — Evolutionary ecology of nine sympatric species of the pelecypod *Linopsis* in Cretaceous chalk. *Lethaia*, **12** : 325-340.

JACKSON, J. B. C., 1977. — Some relationships between habitat and biostratigraphic potential of marine benthos. *In* : Concepts and methods of biostratigraphy (E. G. KAUFFMANN & J. E. HAZEL, eds). Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroundsburg, Pennsylvania : 65-72

KAUFFMAN, E. G., 1973. — Cretaceous Bivalvia. *In* : Atlas on paleobiogeography, (A. HALLAM, ed.) Elsevier Publ. Co., Amsterdam : 353-383.

— 1975. — Dispersal and biostratigraphic potential of Cretaceous benthonic Bivalvia in the Western interior. *Spec. Pap. Geol. Ass. Can.*, **13** : 163-194.

MALCHUS N., 1990. — Revision der Kreide-Austern (Bivalvia : Pteriomorphia) Ägyptens (Biostratigraphie, Systematik). *Berl. geowiss. Abh.*, A 125 : 231 p.

ROGER, J., 1977. — Paléoécologie. Éd. Masson, Paris : 170 p.

SMITH, A. G., & J. C. BRIDEN 1979. — Mesozoic and Cenozoic paleocontinental maps. Cambridge University Press : 63 p.

SORNAY, J., 1972. — Faune d'Inocérames du Crétacé supérieur du bassin de Tarfaya (Maroc méridional). Paléontologie. *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, **III** (228) : 31-35.

STANLEY, S. M., 1968. — Post-Paleozoic adaptive radiation of infaunal bivalve molluscs : a consequence of mantle fusion and siphon formation. *J. Paleont.*, **42** (1) : 214-229.

— 1970. — Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). *Geol. Soc. Amer., Mem.*, **125** : 296 p.

— 1972. — Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve Mollusks. *Paleont.*, **46** (2) : 165-212.

— 1977. — Coadaptation in the Trigoniidae, a remarkable family of burrowing bivalves. *Palaeontology*, **20** (4) : 869-899.

STENZEL, H. B., 1971. — Oysters. *In* : Treatise on Invertebrate Paleontology. *Geol. Soc. Am. Inc. Univ. Kansas*, Boulder, Colorado. Part N, vol. 3/3, Mollusca 6 : 953-1024.

WIEDMANN, J., A. BUTT, & G. EINSELE, 1978*a*. — Vergleich von marikkanischen Kreide-Küstenaufschlüssen und Tiefssebohrungen (DSDP). Stratigraphie, Paläoenvironment und Subsidenz an einem passiven Kontinentalrand. *Geol. Rundsch.*, **67** : 454-508.

WIEDMANN, J., A. BUTT, & G. EINSELE, 1978*b*. — Évidence faunistique et sédimentologique pour un upwelling dans le bassin côtier de Tarfaya, Maroc, dans le Crétacé supérieur. *Annls Mines Géol.*, Tunis, **II** (28) : 415-441.

Manuscrit reçu le 21 juin 1994.
Manuscrit révisé reçu le 10 sept 1994.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (1995),
section C, n° 2-4 : 259-279.

Première découverte d'un Placoderme (Vertebrata) dans le Dévonien du bloc Indochinois (Trung Bo, Viêt-nam central)

par TONG-DZUY Thanh, Philippe JANVIER et DOAN-NHAT Truong

Résumé. — Un nouvel Arthrodire Phlyctaenioïde, *Lyhoalepis duckhoai* nov. gen., nov. sp. est décrit dans les Grès de Ly Hoa (province de Quang Binh, Viêt-nam central), d'âge probablement dévonien moyen. Il s'agit de la première découverte d'un Vertébré identifiable dans des sédiments terrigènes du Dévonien du Viêt-nam central, donc associés au bloc tectonique indochinois. Cet Arthrodire est très probablement un Phlyctaeniide, mais présente un profond sinus postéro-latéral de la cuirasse thoracique et un court processus latéral de la plaque spinale.

Mots-clés. — Vertebrata, placoderme, Dévonien, Viêt-nam, bloc Indochinois, paléobiogéograhie.

Abstract. — *First discovery of a Placodermi (Vertebrata) in the Devonian of the Indochina Block (Trung Bo, Central Vietnam).* A new phlyctaenioid arthrodire, *Lyhoalepis duckhoai* n.g. n.sp. is described from the presumably Middle Devonian Ly Hoa Sandstone (Quang Binh Province, Central Vietnam). It represents the first discovery of a determinable vertebrate in the terrigenous facies of the Devonian of Central Vietnam, thus associated to the Indochina block. This arthrodire is most probably a phlyctaeniid, although its thoracic armour displays a very deep posterolateral embayment and a very short lateral process of the spinal plate.

Keywords. — Vertebrata, placodermi, Devonian, Vietnam, Indochina Block, palaeobiogeography.

Tóm tắt. Dạng mới của hóa thạch cá Da phiến thuộc nhóm Arthrodire Phlyctaenioide - *Lyhoalepis duckhoai* n. gen., n. sp. - mô tả trong bài báo này, đã được phát hiện trong cát kết tuổi từ Đevon trung đến Frasni (?), ở Đá Nhảy gần đèo Lý Hòa, tỉnh Quảng Bình, Việt Nam. Đây là lần đầu một hóa thạch cá có thể xác định, được phát hiện trong trầm tích lục nguyên tuổi Đevon ở Miền Trung Việt Nam, về mặt địa chất thuộc địa khối Đông Dương (Block Indochinois). Dạng Arthrodire được mô tả thuộc Phlyctaeniid, nhưng có đường sinus sâu ở rìa sau của giáp ngực và mấu ngang ngắn của tấm sống lưng. Với những đặc tính đó, hóa thạch này là một dạng riêng, không thuộc về một giống loài nào đã được mô tả của Phlyctaeniid. Không có di tích của Galeaspid hoặc Youngolepiforme - hai thành phần kinh điển của hóa thạch cá Đevon ở Hoa Nam - được tìm thấy cùng với dạng mới này của cá Da phiến do đó nó không cho phép giải quyết vấn đề địa lý sinh vật của địa khối Đông Dương trong Đevon.

TONG-DZUY T., *Département de Géologie, Université de Hanoï, 90 rue Nguyên Trai, Dong Da, Hanoï, Viêt-nam.*
Ph. JANVIER, *Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle et URA 12 du CNRS, 8, rue Buffon 75005 Paris, France.*
DOAN-NHAT T., *Institut de Géologie et des Ressources Minérales, Dong-Da, Hanoï, Viêt-nam.*

INTRODUCTION

La plupart des restes de Vertébrés dévoniens découverts à ce jour dans la péninsule indochinoise proviennent des riches gisements des Formations de Si Ka et surtout de Bac Bun (Dévonien inférieur, Praguien) du nord du Viêt-nam (Bac Bo, autrefois le Tonkin), dont la composition faunique est très semblable à celle des gisements contemporains du Yunnan et du Guangxi en Chine (TONG-DZUY & JANVIER, 1987, 1990 ; TONG-DZUY *et al.*, sous presse ; JANVIER *et al.*, 1993). Il s'agit donc de la faune endémique du bloc Sud-Chinois (ou bloc du Yangtze). Sur le bloc tectonique Shan-Thai (ou bloc de Sibumasu), deux écailles isolées mal conservées (d'un Thélodonte et d'un Acanthodien) ont été décrites dans le Dévonien inférieur du nord-ouest de la Thaïlande (BLIECK & GOUJET, 1978 ; BLIECK *et al.*, 1984) et, dans la même région, des écailles et des dents isolées d'Actinoptérygiens et de Chondrichthyens ont été décrites dans le Famennien marin (LONG & BURRETT, 1989 ; LONG, 1993). Sur le bloc Indochinois (ou bloc de Kontum), LONG (1993) mentionne des fragments indéterminables d'écailles de Dipneustes et d'Actinoptérygiens, ainsi que, peut-être, des fragments indéterminables de plaques de Placodermes, dans la Formation de Quy Dat (Givétien) du Viêt-nam central (Trung Bo), non loin de la localité d'où provient le matériel décrit ici. Des Antiarches ont également été décrits dans les Grès de Dô Son, d'âge givétien-frasnien (JANVIER *et al.*, 1989 ; LONG *et al.*, 1990), dont la position géographique (proche de Haïphong) permet de supposer qu'ils sont associés au bloc Sud-Chinois [les relations tectoniques des Grès de Dô Son, ennoyés dans la plaine alluviale du delta du fleuve Rouge, restent obscures].

Les restes de Placodermes décrits ici représentent la première découverte de ce groupe dans une formation associée au bloc Indochinois proprement dit, au sud du complexe d'accidents tectoniques du fleuve Ma (Song Ma), qui est supposé marquer la limite entre le bloc Sud-Chinois et le bloc Indochinois. En outre, ces restes sont associés à des fragments de lingules et de plantes qui suggèrent un environnement marin très marginal et, par conséquent, leur confère potentiellement une signification paléobiogéographique quant à la position du bloc Indochinois au Dévonien.

Ce matériel est déposé au Musée Géologique du Service Géologique du Viêt-nam (Bao Tang Dia Chat, abrégé ici en BT), 6, rue Pham Ngu Lao, Hanoï.

CADRE GÉOLOGIQUE

(T.-D. T & D.-N. T.)

Ces restes de Placodermes ont été découverts dans les grès massifs qui affleurent au bord de la mer au niveau de la face nord du cap de Ly Hoa, entre Ha Tinh et Dong Hoi (fig. 1, A), à l'extrémité sud de la plage de Ly Hoa (à environ 500 m au sud de l'hôtel de la plage) et au bas de la pente du col de Ly Hoa. Ils n'apparaissent que dans une petite lentille de grès clair, bioturbé, qui surmonte un épais banc de grès rose à pendage sud-est. Cette lentille, qui disparaît rapidement sous le sable, est bien visible lorsque l'on se place dans la petite grotte

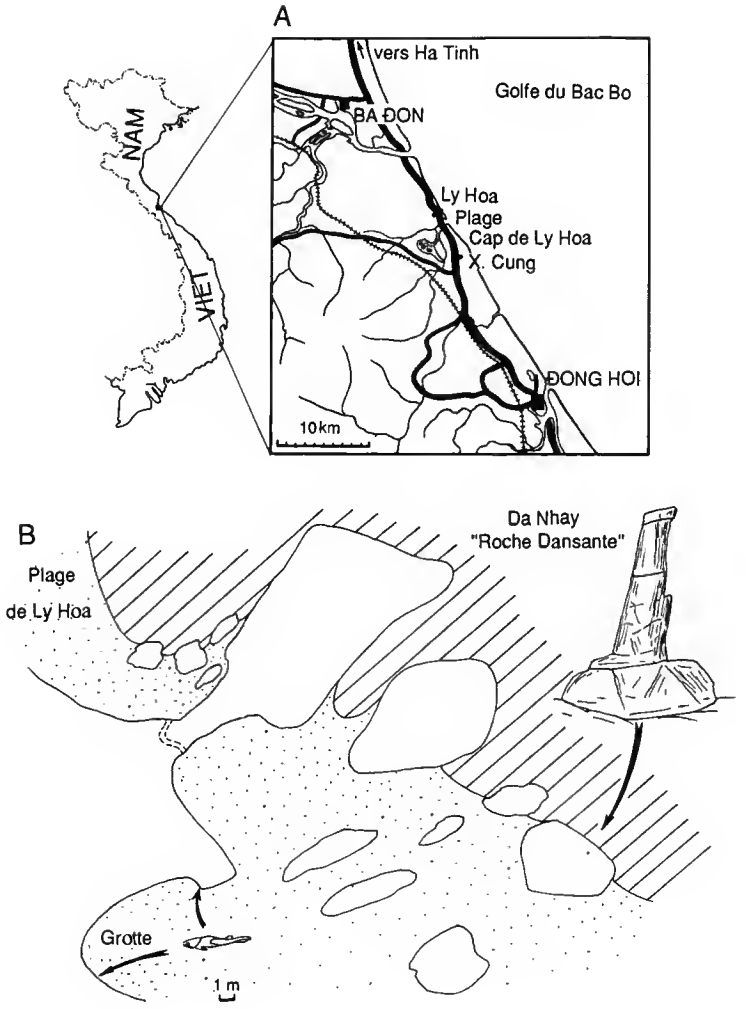


FIG. 1. — A, position géographique de la localité ; B, plan à main levée indiquant la position de la lentille à Placodermes dans les rochers du cap de Ly Hoa (la position de la Da Nhay, ou « roche dansante » est indiquée par une esquisse en haut à droite).

A, geographical position of the locality ; B, free-hand map of the rocks at Ly Hoa Cape, showing the position of the placoderm-bearing lens (the location of the Da Nhay, or « dancing rock » is indicated by a sketch in the upper right side).

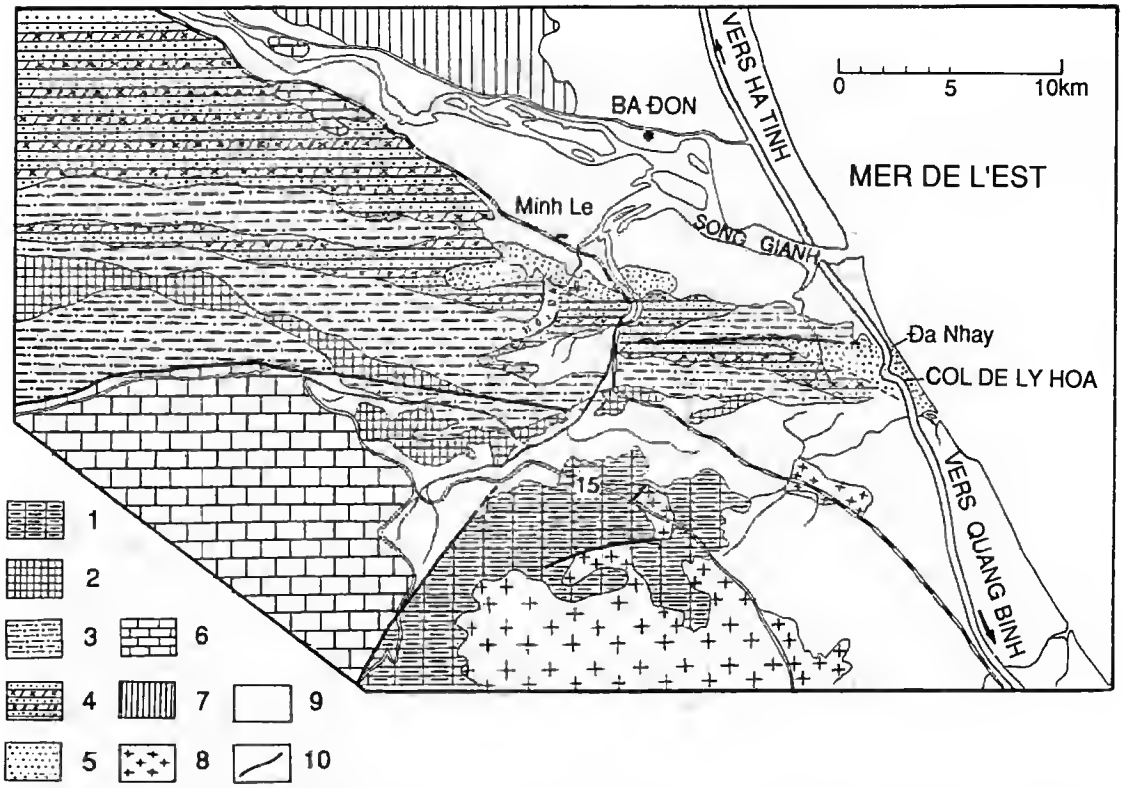


FIG. 2. — Carte géologique de la région de Ly Hoa. 1, Formation de Dai Giang (Silurien supérieur-Dévonien inférieur), grès à grain fin, schistes à Graptolites et Brachiopodes. 2, Formation de Rao Chan (Dévonien inférieur), schistes et grès, marnes et grès carbonaté à grain fin, calcaires gris sombres contenant des Coraux, Brachiopodes et Crinoïdes. 3, Formation de Ban Giang (Eifélien), grès et schistes gris sombre, marnes à *Calceola sandalina*, *Hexacrinites humilicarinatus*, etc. 4, Formation de Muc Bai (Givétien-Frasnien inférieur ?), partie inférieure (20 m) : marnes et calcaires gris-sombre, avec abondants Coraux et Brachiopodes ; partie moyenne (110 m) : grès gris à jaunâtres, alternance de bancs de schistes avec abondants Brachiopodes ; partie supérieure (100 m) ; marnes et calcaires gris-sombre avec abondants Coraux et Brachiopodes. 5, Formation de Dong Tho (Givétien-Frasnien inférieur ?), grès avec rares lentilles de marnes à la base, plantes (*Protolepidodendron* sp., *Lepidodendropsis* sp.), Placoderme (*Lyhoalepis duckhoai* nov. gen., nov. sp.). 6, Carbonifère, calcaires gris. 7, Trias. 8, granites anté-Carbonifère inférieur. 9, alluvion quaternaire. 10, failles. 15, route 15.

Geological map of the Ly Hoa area. 1, Dai Giang Formation (Upper Silurian-Lower Devonian), fine-grained sandstone, graptolite and brachiopod-bearing shales. 2, Rao Chan Formation (Lower Devonian), shales and sandstones, marl and fine-grained, carbonaceous sandstone, dark grey limestone with corals, brachiopods and crinoids. 3, Ban Giang Formation (Eifelian), dark grey sandstones and shales, marls with Calceola sandalina, Hexacrinites humilicarinatus, *etc. 4, Muc Bai Formation (Givetian-Lower Frasnian ?) ; lower part (20 m) : marls and dark grey limestones, with abundant corals and brachiopods ; middle part (110 m) : grey to yellowish sandstone, alternating shales with abundant brachiopods ; upper part (100 m) : marls and dark grey limestones with abundant corals and brachiopods. 5, Dong Tho Formation (Givetian-Lower Frasnian ?), sandstones with rare marl lenses near the base, plant fossils (*Protolepidodendron *sp.*, Lepidodendropsis *sp.) and placoderms (*Lyhoalepis duckhoai *nov. gen., nov. sp.). 6, Carboniferous grey limestones. 7, Triassic. 8, pre-lower Carboniferous granite. 9, Quaternary. 10, faults. 15, road nr 15.*

creusée par la mer et qui fait face à la mince colonne de grès nommée « la roche dansante » (la « Da Nhay », monument naturel local, fig. 1, B). Là, la lentille à Placodermes affleure au toit de la grotte puis s'étend sur la gauche au-delà de l'entrée de celle-ci. La plupart des pièces ont été trouvées à quelques décimètres au-dessus du point où la lentille plonge dans le sable.

Les restes de Placodermes de Ly Hoa semblent malheureusement appartenir à une forme unique à bien des égards, et par conséquent assez difficiles à utiliser à des fins stratigraphiques. Cependant, comme nous le verrons plus loin, il est peu probable qu'il s'agisse d'une forme du Dévonien supérieur.

Il semble que les Grès de Ly Hoa représentent un faciès très marginal et terrigène de la Formation de Dong Tho (5, fig. 2), qui passe vers le nord-ouest au faciès détritique de la Formation de Muc Bai (4, fig. 2). L'âge de cette dernière est bien établi comme givétien (et peut-être aussi frasnien inférieur) grâce à une faune benthique abondante (TONG-DZUY *et al.*, 1986, TONG-DZUY, 1993).

Les végétaux fossiles *Protolepidodendron* sp. et *Lepidodendropsis* sp. se rencontrent aussi dans les lentilles de marne intercalées dans les grès de la Formation de Dong Tho à Hoi Da, près de la gare de Minh Le, à l'ouest du col de Ly Hoa (fig. 2). Selon le Professeur CAI CHONG-YANG (Institut de Géologie et de Paléontologie de Nanjing, Chine), ces végétaux seraient plutôt d'âge dévonien moyen (probablement givétien).

Ces données paléontologiques et stratigraphiques concernant cette région ont conduit l'un des auteurs (TONG DZUY, 1993) à considérer la Formation de Dong Tho, incluant les Grès de Ly Hoa, et la Formation de Muc Bai comme deux unités lithostratigraphiques de faciès différent mais de même âge givétien, avec peut-être un prolongement dans le Frasnien inférieur.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

(Ph. J.)

PLACODERMI McCoy, 1848

ARTHRODIRA Woodward, 1891

PHLYCTAENIOIDEI Miles, 1973

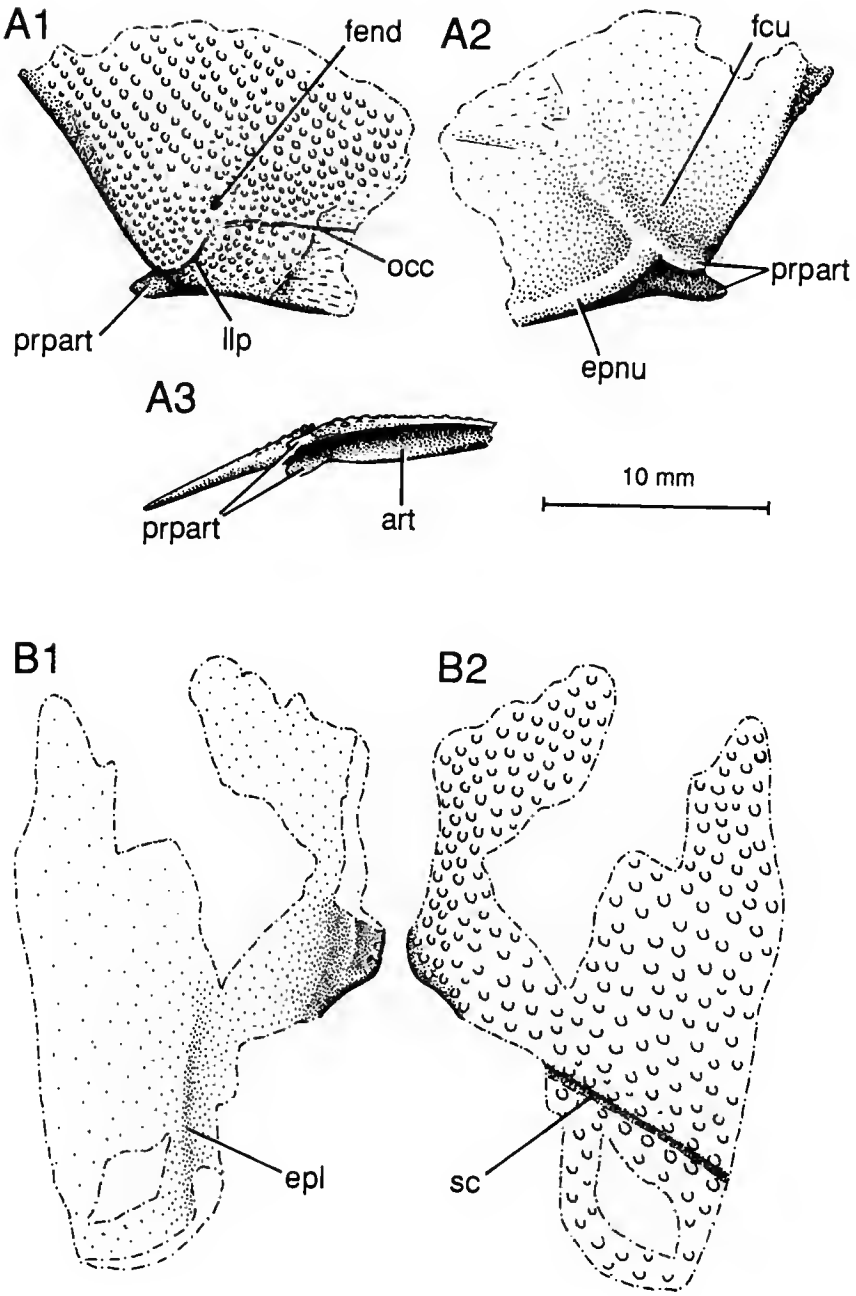
LYHOALEPIS nov. gen.

DIAGNOSE. — Identique à celle de l'espèce-type (par monotypie).
ESPÈCE-TYPE. — *Lyhoalepis duckhoai* nov. sp.
ORIGINE DU NOM. — De Ly Hoa, nom de la localité et *lepis*, du grec, écaille.

Lyhoalepis duckhoai nov. sp.

(Fig. 3-7, pl. I-III)

DIAGNOSE. — Arthrodire Phlyctaenioïde non-Brachythoracide de taille moyenne et possédant une courte plaque spinale rectiligne ainsi qu'une cuirasse thoracique aux flancs très courts. Toutes les plaques


A1
fend
occ
prpart
llp
A2
fcu
prpart
epnu
A3
prpart
art
10 mm
B1
epl
B2
sc

de la cuirasse thoracique et probablement celles du toit crânien sont étroitement fusionnées, ne laissant apparaître aucune suture. Les plaques antérolatérales et intérolatérales présentent une large lame postbranchiale qui est très inclinée vers l'avant et ornementée de denticules triangulaires. L'ornementation externe est constituée de gros tubercules arrondis, étroitement accolés et parfois disposés en rangées.

HOLOTYPE. — Une cuirasse thoracique incomplète mais articulée (BT180, fig. 5-7, pl. I-II).

LOCALITÉ-TYPE. — Cap de Ly Hoa, au nord de Dong Hoi, province de Quang Binh, Viêt-nam.

NIVEAU-TYPE. — Grès de Ly Hoa, probablement Dévonien moyen (Givétien à Frasnien inférieur ?).

ORIGINE DU NOM. — Espèce dédiée à notre collègue, le Dr NGUYÊN DUC KHOA, de l'Institut de Géologie et des Ressources Minérales, Hanoï.

MATÉRIEL. — Une plaque paranuchale (BT181, fig. 3, A, pl. III, 2) ; un fragment de la partie latérale gauche du toit crânien (BT182, fig. 3, B, pl. III, 1) ; une plaque rostro-pinéale incomplète (BT183, fig. 4, pl. III, 3) et un fragment possible d'une plaque ventrolatérale antérieure (BT184, pl. III, 4).

REMARQUES

Lyhoalepis duckhoai possède une plaque paranuchale large, percée par le foramen endolymphatique (fend, fig. 3, A1) et les quelques sillons sensoriels observables à la surface des plaques dermiques sont ouverts et bordés de rangées de tubercules. Il s'agit donc d'un Arthrodire. En outre, sa cuirasse thoracique montre clairement un condyle articulaire allongé transversalement (cd, fig. 5, A), dont la forme correspond bien à celle de la fosse articulaire de la plaque paranuchale (art, fig. 3, A3). Il s'agit donc d'un Arthrodire Phlyctaenioïde *sensu* GOUJET (1984). Il est en revanche plus difficile de déterminer s'il s'agit d'un Phlyctaeniide ou d'un Brachythoracide. Il présente une majorité de caractères qui évoquent plutôt les premiers, comme les tubercules étroitement accolés (surtout sur la cuirasse thoracique ; pl. I, 1), l'absence de sutures visibles entre les plaques de la cuirasse thoracique et du toit crânien, l'absence de quille ventrale marquée sur la plaque médiane dorsale (fig. 6, B), la fenêtre pectorale très petite (fpec, fig. 5B), l'absence d'un large épaississement postérieur sur la face ventrale de la paranuchale (epnu, fig. 3, A2 ; LELIÈVRE *et al.*, 1990), la position du foramen endolymphatique très antérieure par rapport à la région articulaire de la paranuchale (fend, fig. 3, A1), les

FIG. 3. — *Lyhoalepis duckhoai* nov. gen., nov. sp., Dévonien moyen ?, Grès de Ly Hoa, cap de Ly Hoa, province de Quang Binh, Viêt-nam. A, plaque paranuchale gauche (BT181) en vue dorsale (A1), ventrale (A2) et postérieure (A3), dessin à la chambre claire. B, fragment présumé de la partie gauche d'un toit crânien (BT182) en vue ventrale (B1) et dorsale (B2), dessin à la chambre claire. epl, épaississement latéral ; art, fosse articulaire ; epnu, épaississement nuchal ; fcu, fosse cucullaire fend, foramen endolymphatique ; llp, sillon de la ligne latérale principale ; occ, sillon de la commissure occipitale ; prpart, processus para-articulaire ; sc, sillon central.

Lyhoalepis duckhoai *nov. gen., nov. sp. Middle Devonian ?, Ly Hoa Sandstone, Ly Hoa Cape, Ha Quang Binh Province, Vietnam. A, left paranuchal plate (BT181) in dorsal (A1), ventral (A2) and posterior (A3) views, camera-lucida drawing. B, presumed fragment of the left side of the skull-roof (BT182) in ventral (B1) and dorsal (B2) views, camera-lucida drawings. art, articular fossa ; epnu, posterior nuchal thickening ; fcu, cucullar fossa ; fend, endolymphatic foramen ; llp, groove of the main lateral line ; occ, groove of the occipital cross-commissure ; prpart, para-articular process ; sc, central sensory-line groove.*

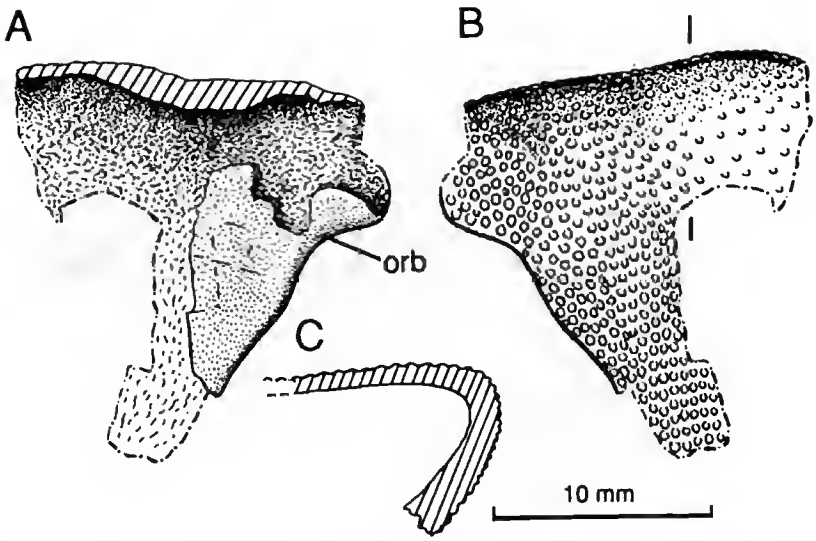


FIG. 4. — *Lyhoalepis duckhoai* nov. gen., nov. sp., Dévonien moyen ?, Grès de Ly Hoa, cap de Ly Hoa, province de Quang Binh, Viêt-nam. Fragment de plaque rostro-pinéale, peut-être associée à la plaque postnasale (BT183) ; dessin à la chambre claire en vue ventrale (A) et dorsale (B) et section parasagittale (C). orb, bord orbitaire.

Lyhoalepis duckhoai *nov. gen., nov. sp. Middle Devonian ?, Ly Hoa sandstone, Ly Hoa cape, Quang Binh Province, Vietnam. Fragment of the rostropineal plate, possibly associated with the postnasal plate (BT183) ; camera-lucida drawing in ventral (A) and dorsal view (B) and parasagittal section (C). orb, orbital margin.*

condyles articulaires allongés transversalement et assez proches de l'axe de la cuirasse thoracique (cd, fig. 5, A) et, enfin, le bord antérieur plongeant de la plaque rostropinéale (fig. 4, C). Cependant, quelques caractères évoquent plutôt les Brachythoracides. Ce sont, par exemple, le processus latéral de la plaque spinale assez court et rectiligne (SP, fig. 5, A), la lame postbranchiale large et ornementée (pbr, fig. 5, A) et la plaque paranuchale large, sans décrochement marqué au niveau du sillon pour la ligne latérale principale (fig. 3, A1). Le caractère le plus singulier de cette espèce est la profondeur du sinus latéral du bord postérieur de la cuirasse thoracique (sinp, fig. 5 et 6). En effet, celui-ci atteint presque le niveau de la fenêtre pectorale, tandis que les bords postérieurs dorsaux et ventraux (plaques médiane dorsale et ventrolatérales postérieures principalement) s'étendent relativement loin vers l'arrière (fig. 6, A et 8, C). Cette morphologie de la cuirasse thoracique rappelle celle du Brachythoracide *Gemuendenaspis* des Schistes de l'Hunsrück (Emsien) d'Allemagne (MILES, 1962) et des Brachythoracides en général, mais on la trouve aussi, à un moindre degré, chez quelques Phlyctaeniides typiques du Dévonien inférieur.

DESCRIPTION

Les quelques plaques isolées découvertes dans la même lentille que la cuirasse thoracique désignée comme holotype sont attribuées à la même espèce sur la base de leur ornementation

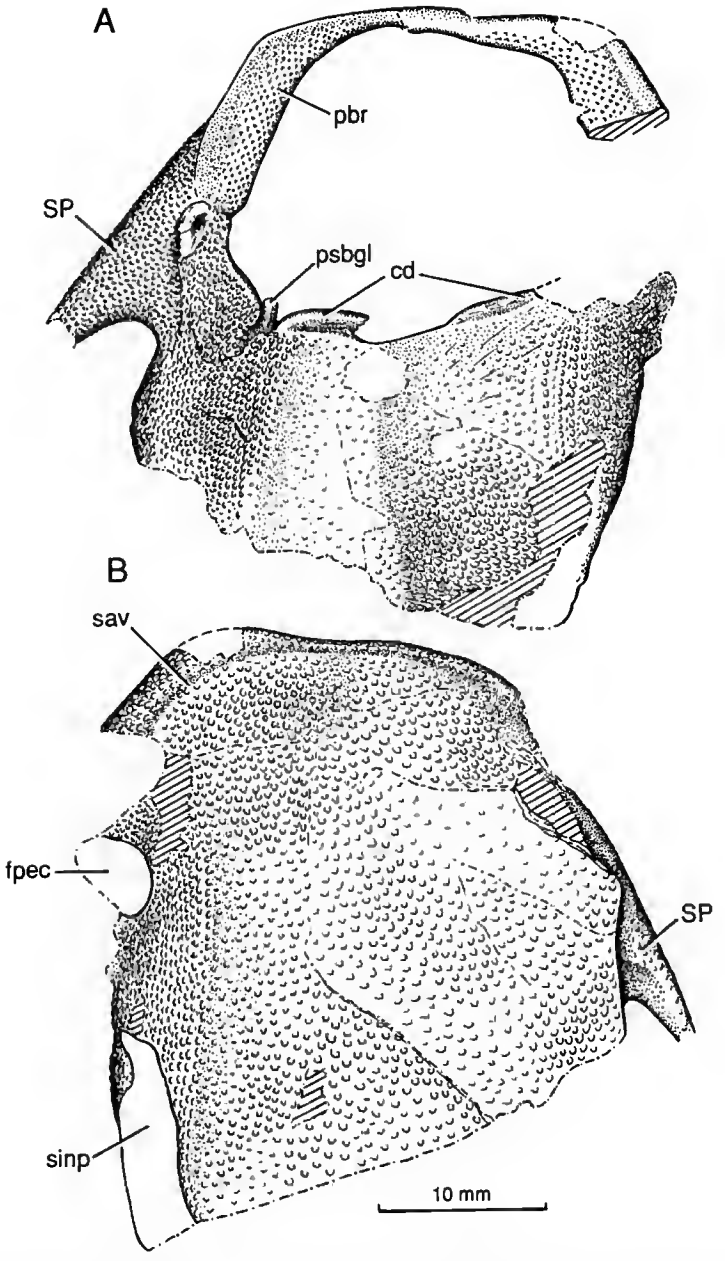


FIG. 5. — *Lyhoalepis duckhoai* nov. gen., nov. sp., Dévonien moyen ?, Grès de Ly Hoa, cap de Ly Hoa, province de Quang Binh, Viêt-nam. Cuirasse thoracique incomplète (holotype, BT180) en vue dorsale (A) et ventrale (B) ; dessin à la chambre claire, sections et parties manquantes hachurées. cd, condyles articulaires ; fpec, fenêtre pectorale ; pbr, lame postbranchiale ; psbgl, processus subglénoïdien ; sav, sillon antéro-ventral ; sinp, sinus postéro-latéral ; SP, plaque spinale.

Lyhoalepis duckhoai *nov. gen., nov. sp., Middle Devonian ?, Ly Hoa sandstone, Ly Hoa Cape, Quang Binh Province, Vietnam. Incomplete thoracic armour (holotype, BT180) in dorsal (A) and ventral (B) views ; camera-lucida drawing, broken and missing areas hatched. cd, articular condyle ; fpec, pectoral fenestra ; pbrl, postbranchial lamina ; psbgl, subglenoid process ; sav, anteroventral transverse groove ; sinp, posterolateral embayment ; SP, spinal plate.*

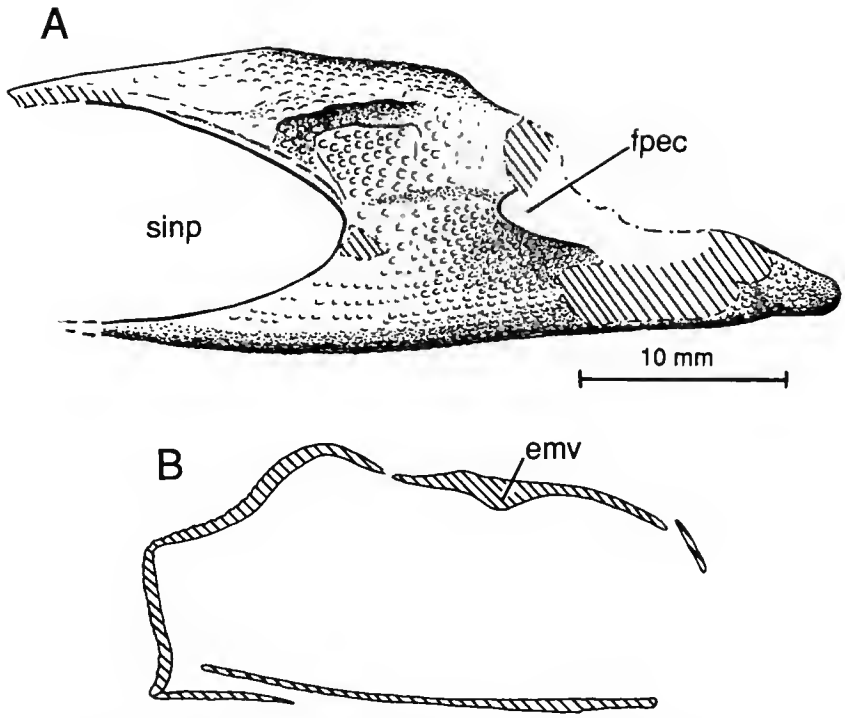


FIG. 6. — *Lyhoalepis duckhoai* nov. gen., nov. sp., Dévonien moyen ?, Grès de Ly Hoa, cap de Ly Hoa, province de Quang Binh, Viêt-nam. Cuirasse thoracique incomplète (holotype, BT180) en vue latérale sans la plaque spinale (A) et section verticale oblique de l'exosquelette (hachuré) visible sur la surface postérieure du spécimen (B) ; l'angle que forme cette surface par rapport au plan sagittal est visible sur la figure 5 ; dessin à la chambre claire. emv, épaississement médian ventral de la plaque médiane dorsale ; *fpec*, fenêtre pectorale ; sinp, sinus postèro-latéral.

Lyhoalepis duckhoai *nov. gen., nov. sp. Middle Devonian ?, Ly Hoa sandstone, Ly Hoa Cape, Quang Binh Province, Vietnam. Incomplete thoracic armour (holotype, BT180) in right lateral view without spinal plate (A) and vertical, oblique section of the exoskeleton (hatched) as it appears on the posterior surface of the specimen (B ; for the angle of this surface relatively to the sagittal plane, see figure 5) ; camera-lucida drawing. emv, median ventral thickening of the median dorsal plate : fpec, pectoral fenestra ; sinp, posterolateral embayment.*

très similaire (grands tubercules tendant à former des rangées) ainsi que de la compatibilité de leur taille.

1. Toit crânien

La plaque du toit crânien la mieux conservée est une paranuchale (fig. 3, A, pl. III, 2), dont les sutures avec les plaques adjacentes sont toutefois indistinctes. Cette plaque est assez large et les bords postérieur et obstantique forment entre eux un angle très ouvert (environ 130°). Son ornementation externe est constituée de tubercules assez gros et alignés en rangées parallèles au bord obstantique. Le foramen endolymphatique (fend, fig. 3, A1) est situé assez

loin du processus para-articulaire. La fosse articulaire (art, fig. 3, A3) est allongée transversalement et son rebord dorsal est plus développé que son rebord ventral. Le processus para-articulaire (prpart, fig. 3, A1-3) est bien marqué et a la forme d'une languette en gouttière, dont un bord prolonge latéralement le rebord ventral de la fosse articulaire et l'autre bord prolonge le rebord dorsal. Le bord obstantique présente une étroite surface de recouvrement pour le bord obstantique de la plaque antérolatérale. La face ventrale de la plaque montre une fosse cucullaire peu profonde (fcu, fig. 3, A2) et un très léger épaississement nuchal postérieur (epnu, fig. 3, A2), qui borde ventralement la fosse articulaire. Peu de sillons sensoriels sont visibles, à l'exception de la crosse postérieure de la ligne latérale principale (llp, fig. 3, A1) et de la commissure occipitale transverse (occ, fig. 3, A1) qui se dirige vers la plaque nuchale adjacente.

Un fragment attribué à la partie antéro-latérale gauche du toit crânien (fig. 3, B, pl. III, 1) montre un sillon sensoriel rectiligne qui est probablement le sillon central (sc, fig. 3, B2) et une petite portion du bord postérieur du processus postorbitaire dermique. En vue ventrale, ce fragment montre une légère crête longitudinale (epl, fig. 3, B1), correspondant à l'épaississement longitudinal latéral.

Enfin, une plaque rostropinéale incomplète, peut-être associée à la plaque postnasale gauche (fig. 4, pl. III, 3) possède un rebord antérieur presque rectiligne en vue dorsale et plongeant postéro-ventralement (fig. 4, C). En vue ventrale, ce fragment montre une partie du toit orbitaire et du bord antérieur de l'orbite (orb, fig. 4, A).

2. Cuirasse thoracique

L'holotype de *L. duckhoai* est une cuirasse thoracique incomplète et légèrement écrasée dorso-ventralement (fig. 5 et 6, pl. I et II) mais qui en a permis une reconstitution (fig. 7). Seules la pointe postérieure de la plaque spinale et les limites postérieures des faces dorsales et ventrales de la cuirasse sont inconnues. L'ornementation de cette cuirasse est très semblable à celle des os dermiques du toit crânien et consiste en gros tubercules qui tendent à former des rangées dans les régions dorso-latérales et ventro-latérales. Aucune suture n'est observable avec certitude, à l'exception peut-être du bord dorsal de la plaque antérolatérale (fig. 5, A). Toutes les autres lignes de discontinuité observées, en particulier sur la face ventrale, sont vraisemblablement des cassures, comme l'a montré une radiographie.

Seul le condyle articulaire gauche est complet (cd, fig. 5, A). Il est allongé transversalement et bordé ventro-latéralement par un petit processus subtrochléaire ou subglénoïdien (psbgl, fig. 5, A). Le bord dorsal des condyles est prolongé médialement par une fine lame qui s'étend peut-être jusque sur la plaque médiane dorsale. En vue dorsale, cette cuirasse frappe par l'extension antérieure de la région subcéphalique, qui ne semble pas être uniquement due à l'effet de l'écrasement dorso-ventral. Celle-ci est bordée latéralement et antérieurement par une large lame postbranchiale (des plaques antéro-latérales et intéro-latérales) ornementée de rangées de tubercules triangulaires dont la pointe est dirigée vers l'extérieur (pbr, fig. 5, A). En vue ventrale, un sillon transversal longe le bord antérieur de la région subcéphalique, approximativement à la limite entre les plaques intérolatérale et ventrolatérale antérieure (sav, fig. 5, B).

Le processus latéral de la plaque spinale (SP, fig. 5, A) est court, bien que son extrémité postérieure ne soit pas conservée, et il a un bord latéral rectiligne qui se prolonge antérieurement vers l'angle de la région subcéphalique. La fenêtre pectorale n'est bien

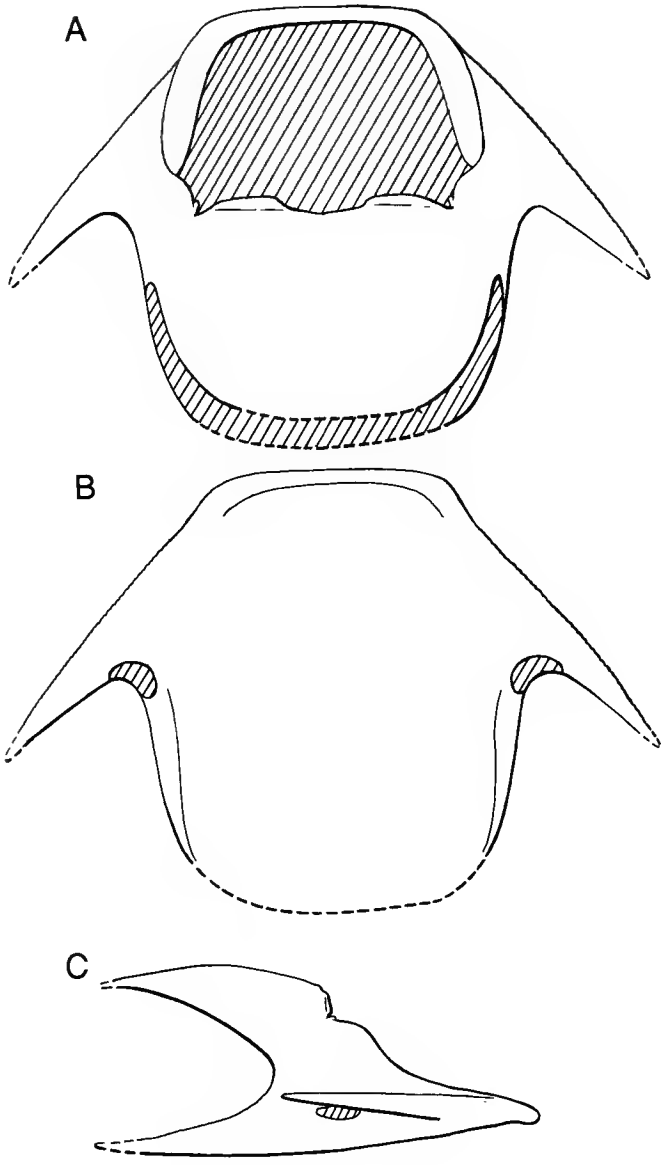


Fig. 7. — *Lyhoalepis duckhoai* nov. gen., nov. sp., essai de reconstitution de la cuirasse thoracique en vues dorsale (A), ventrale (B) et latérale (C).

Lyhoalepis duckhoai *nov. gen., nov. sp., attempted reconstruction of the thoracic armour in dorsal (A), ventral (B) and right lateral (C) views.*

observable que sur le côté droit (fpec, fig. 5, B) en raison du léger déplacement de la région correspondant approximativement à la plaque ventrolatérale antérieure du côté gauche. Elle est assez petite et fermée postérieurement. Bien que la limite postérieure précise des régions médianes dorsale et ventrale de la cuirasse ne soit pas conservée, celle des flancs est nettement visible sur le côté droit et montre une profonde échancure arrondie, ou sinus, qui s'étend vers l'avant jusqu'à une courte distance de la fenêtre pectorale (sinp, fig. 5 B ; 6 A).

La section postérieure de la pièce (oblique par rapport au plan sagittal de la cuirasse) montre que la plaque médiane dorsale ne présente pas de quille ventrale, même dans sa partie postérieure. Seul est visible un léger épaississement de l'os (emv, fig. 6, B), correspondant à une crête médiane basse.

Comparaison

Comme cela a été souligné plus haut, *L. duckhoai* évoque les Phlyctaenii par l'étroite fusion de ses plaques dermiques de la cuirasse et du toit crânien, mais la plupart des autres ressemblances avec ce groupe (position et forme des condyles articulaires, ornementation, forme de la plaque spinale, forme de la rostro-pinéale) sont probablement des caractères généraux de Phlyctaenioidei. Parmi les Phlyctaenii du Dévonien inférieur, certains présentent des proportions voisines de celles de *Lyhoalepis*, en particulier *Arctaspis holtedahli* Heintz, du Dévonien inférieur du Spitsberg, qui possède un sinus postéro-latéral assez profond et un processus latéral de la plaque spinale assez court (Heintz, 1929, fig. 22). Son ornementation est cependant bien différente celle de *Lyhoalepis*. D'autres Phlyctaenii à plaque spinale courte, comme *Huginaspis* (Heintz, 1929), sont également connus dans l'Emsien-Eifélien du Spitsberg, mais leur cuirasse thoracique demeure très allongée. Nous avons mentionné plus haut une ressemblance entre *Lyhoalepis* et le Brachythoracide primitif *Gemuendenaspis angusta* (Traquair) (Miles, 1962) en particulier par le profond sinus postéro-latéral de la cuirasse thoracique. Comme chez *Lyhoalepis*, on y trouve un foramen endolymphatique en position très antérieure, une commissure occipitale complète et une plaque spinale courte. En revanche, les plaques de *Gemuendenaspis* ne sont pas fusionnées et présentent de larges surfaces de recouvrement. Toutefois, cette comparaison doit être assortie d'une grande prudence, car les reconstitutions de *Guemuendenaspis* sont fondées sur un seul exemplaire très déformé.

Aucun Arthrodire comparable à *Lyhoalepis* n'est connu dans le Dévonien de Chine, à l'exception peut-être de « *Parawilliamsaspis* » *yujiangensis* Liu (1980), du Dévonien moyen du Guangxi dont le plastron ventral (seul matériel connu) semble également présenter des plaques fusionnées.

CONCLUSION

Lyhoalepis présente donc un assemblage de caractères généraux pour les Phlyctaenioïdes ou les Phlyctaeniides et de caractères uniques, ce qui le rend difficilement comparable à d'autres Phlyctaenioïdes particuliers. De ce fait, il n'apporte que peu d'indications d'ordre biostrati-

graphique ou biogéographique. On peut se limiter à souligner le fait qu'aucun Arthrodire présentant une telle fusion des plaques thoraciques ne passe la limite Givétien/Frasnien et que, en outre, les Arthrodires Phlyctaenioïdes non-Brachythoracides (c'est-à-dire les Phlyctaeniides, si l'on admet leur monophylie) sont extrêmement rares au-delà du Givétien (Groenlandaspididés, *Neophlyctaenius*). Par ailleurs, la brièveté de la cuirasse thoracique de *Lyhoalepis*, en particulier au niveau des flancs, ainsi que le processus latéral de sa plaque spinale assez court, évoqueraient plus les Phlyctaeniides de la base du Dévonien moyen ou du sommet du Dévonien inférieur (notamment *Phlyctaenius*, YOUNG, 1983, ou *Huginaspis*, HEINTZ 1929) que ceux de la base du Dévonien inférieur (GOUJET, 1984), chez qui la plaque spinale et la cuirasse thoracique sont généralement longues (à l'exception d'*Arctaspis holtedahli*). La valeur stratigraphique de cette appréciation demeure néanmoins extrêmement ténue et ne peut être prise en compte pour une datation des Grès de Ly Hoa.

Le même problème se pose quant aux affinités biogéographiques de cette nouvelle espèce. S'il est probable qu'elle était inféodée aux milieux marginaux du bloc Indochinois, il est en revanche difficile de préciser ses affinités biogéographiques. A première vue, elle ne semble pas présenter d'affinités particulières avec des Arthrodires du Dévonien de Chine. Il faut aussi noter que ce premier gisement de poissons dévoniens du Trung Bo n'a livré aucun des taxons classiques endémiques au bloc Sud-Chinois (Galéaspides, Youngolépidés, Yunnanolépiformes). Il s'agit là, bien entendu, d'un argument négatif qui ne permet pas d'avancer une hypothèse quant à la position relative du bloc Indochinois au Dévonien.

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre du Programme de Recherches Fondamentales en Sciences Naturelles (KT O4) du Viêt-nam et avec l'aide du Grant 5089/93 de la National Geographic Society (USA). Les photographies sont de D. SERRETTE (Paris).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BLIECK, A., & D. GOUJET, 1978. — A propos de nouveau matériel de Thélodontes (Vertébrés Agnathes) d'Iran et de Thaïlande : aperçu sur la répartition géographique et stratigraphique des Agnathes des « régions gondwaniennes » au Paléozoïque moyen. *Annls Soc. géol. N.*, **97** : 363-72.

BLIECK, A., D. GOUJET, PH. JANVIER & H. LELIÈVRE, 1984. — Microrestes de Vertébrés du Siluro-Dévonien d'Algérie, de Turquie et de Thaïlande. *Géobios*, **17** (6) : 851-856.

DENISON, R. H., 1978. — Placodermi. *In* : Handbook of Paleoichthyology (H.P. SCHULTZE, ed.), vol. 2, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 128 p.

GOUJET, D., 1984. — Les Poissons Placodermes du Spitsberg. Arthrodires Dolichothoraci de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur). *Cah. Paléont.*, éditions du CNRS, Paris, 284 p.

HEINTZ, A., 1929. — Die downtonischen und unterdevonischen Vertebraten von Spitsbergen. 2. Acanthaspida. *Skr. Svalbard Ishavet*, **22** : 1-81.

JANVIER, PH., P. GERRIENNE & TONG-DZUY, T., 1989. — Les Placodermes, Arthropodes et Lycophytes des grès dévoniens de Dô Son (Haïphong, Viêt-nam). *Géobios*, **25** (5) : 625-638.

JANVIER, PH., T. TONG-DZUY & P. TA-HOA, 1993. — A new Early Devonian galeaspid from Bac Thai Province, Vietnam. *Palaeontology*, **36** (2) : 297-309.

LELIÈVRE, H., D. GOUJET & A. HENN, 1990. — Un nouveau spécimen d'*Holonema radiatum* (Placodermi, Arthrodira) du Dévonien moyen de la région d'Oviedo, Espagne. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., section C, **12** (1) : 58-83

LIU, S. F., 1980. — On some arctolepids from the Devonian of Guangxi. *Vertebr. Palasiat.*, **18** (2) : 83-88. (En chinois avec résumé anglais.)

LONG, J. A., 1993. — Palaeozoic vertebrate biostratigraphy of southeast Asia and Japan. *In* : Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography (J.A. LONG, ed.), Belhaven Press, London : 277-289.

LONG, J. A., & C. F. BURRETT, 1989. — Fish from the Upper Devonian of the Shan-Thai Terrane indicate proximity to East Gondwana and South China terranes. *Geology*, **17** : 61-78.

LONG, J. A., C. F. BURRETT, N. PHAM-KIM & PH. JANVIER, 1990. — A new bothriolepid antiarch (Pisces, Placodermi) from the Devonian of Dô Son peninsula, northern Vietnam. *Alcheringa*, **14** : 181-94.

MILES, R. S., 1962. — *Gemuendenaspis* n. gen., an arthrodiran fish from the Lower Devonian Hunsrückschiefer of Germany. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **65** (3) : 59-77.

TONG-DZUY, T. 1993. — Major features of Devonian stratigraphy in Viêt-nam, with remarks on palaeobiogeography. *J. Geol. (Geol. Surv. Vietnam)*, B, **1993** (1-2) : 3-18.

TONG-DZUY, T., DANG-TRAN, H., NGUYÊN-DINH, H., NGUYÊN-DUC, K., NGUYÊN-HUU, H., TA-HOA, P., NGUYÊN-THE, D. & PHAM-KIM, N., 1986. — He Devon o Viet Nam [The Devonian in Vietnam]. Nha Xuat ban Khoa hoc va Ky thuat, Hanoï, 141 p. (En vietnamien.)

TONG-DZUY, T., & PH. JANVIER, 1987. — Les Vertébrés dévoniens du Viêt-nam. *Annls Paléont.*, **73** (3) : 165-194.

TONG-DZUY, T., & PH. JANVIER, 1990. — Les Vertébrés du Dévonien inférieur du Bac Bo oriental (provinces de Bac Thai et Lang Son, Viêt-nam). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4e série, section C, **12** (2) : 143-223.

TONG-DZUY, T., PH. JANVIER, TA-HOA, P. & T. DOAN-NHAT, (*sous presse*). — Stratigraphy and vertebrate paleontology of the Tong Vai area (Ha Giang Province, Vietnam), with special reference to the galeaspid genus *Polybranchiaspis*. *Palaeontology*.

YOUNG, V. T., 1983. — Taxonomy of the Arthrodire *Phlyctaenius*, from the Lower or Middle Devonian of Campbellton, New Brunswick, Canada. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist., Geol.*, **17** (1) : 1-35.

Manuscrit reçu le 13 juin 1994.
Manuscrit révisé reçu le 2 août 1994.

PLANCHE I

Lyhoalepis duckhoai nov. gen., nov. sp., Dévonien moyen ?, Grès de Ly Hoa, cap de Ly Hoa, province de Quang Binh, Viêt-nam. Cuirasse thoracique incomplète (holotype, BT180). 1, vue dorsale (× 3) ; 2, vue latérale droite (× 3).

Lyhoalepis duckhoai *nov. gen., nov. sp., Middle Devonian ?, Ly Hoa sandstone, Ly Hoa Cape, Quang Binh Province, Vietnam. Incomplete thoracic armour (holotype, BT180) : 1, dorsal view (× 3) ; 2, right lateral view (× 3).*

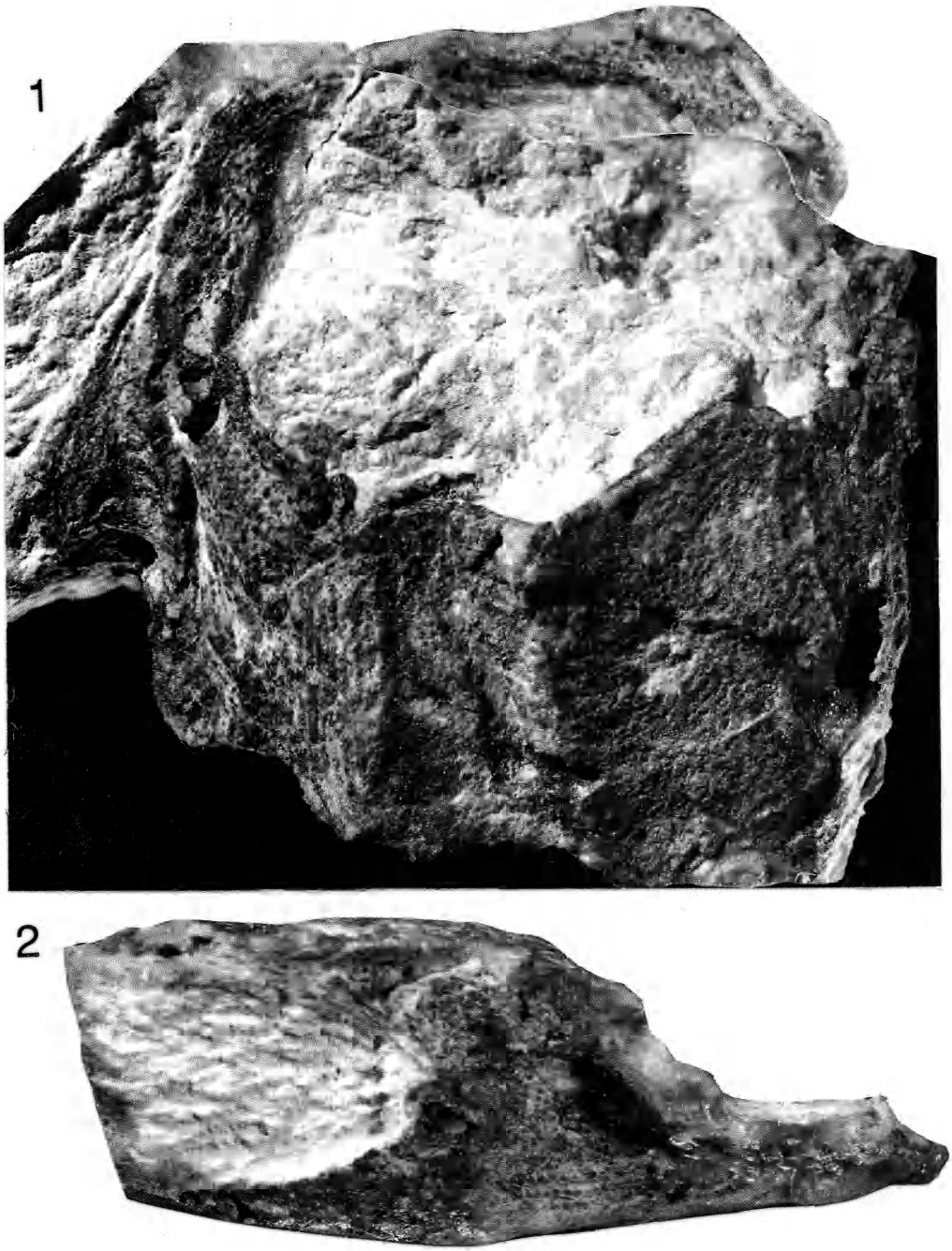


PLANCHE I

PLANCHE II

Lyhoalepis duckhoai nov. gen., nov. sp., Dévonien moyen ?, Grès de Ly Hoa, cap de Ly Hoa, province de Quang Binh, Viêt-nam. Cuirasse thoracique incomplète (holotype, BT180). 1, vue ventrale (× 3) ; 2, vue postérieure montrant la section oblique de la cuirasse (× 3).

Lyhoalepis duckhoai *nov. gen., nov. sp., Middle Devonian ?, Ly Hoa sandstone, Ly Hoa Cape, Quang Binh Province, Vietnam. Incomplete thoracic armour (holotype, BT180). 1, ventral view (× 3) ; 2, posterior view showing the oblique section of the armour (× 3).*

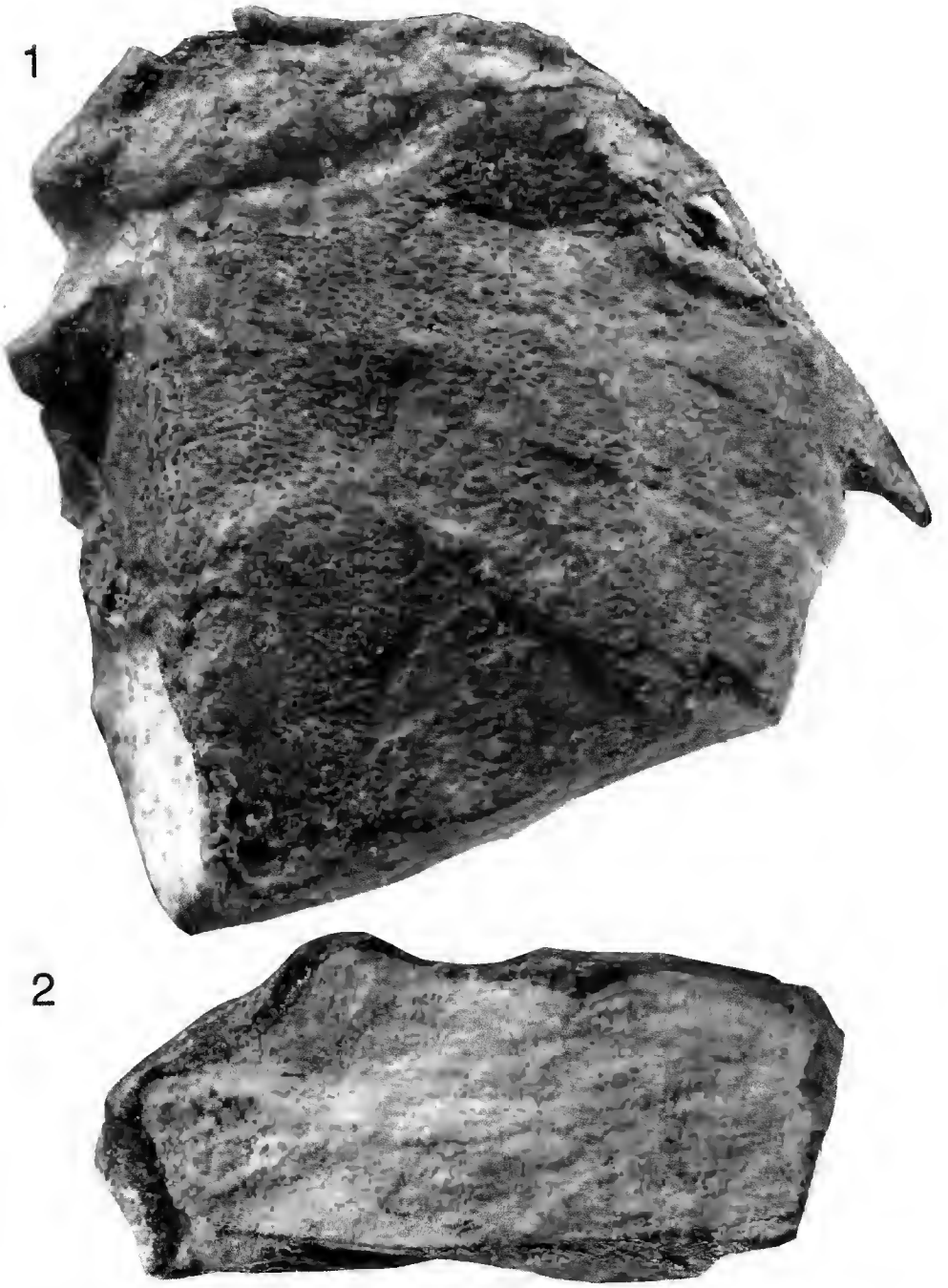
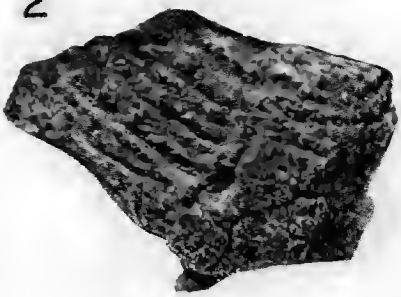


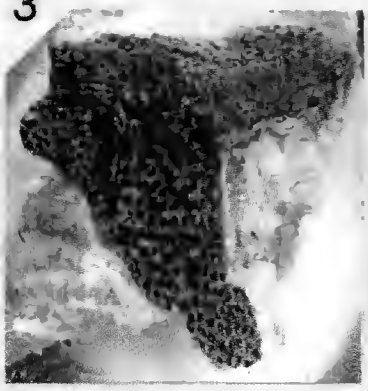
PLANCHE II

PLANCHE III

Lyhoalepis duckhoai nov. gen., nov. sp., Dévonien moyen ?, Grès de Ly Hoa, cap de Ly Hoa, province de Quang Binh, Viêt-nam. 1, fragment présumé de la partie latérale gauche d'un toit crânien (BT182) en vue dorsale (× 3); 2, plaque paranuchale gauche (BT181) en vue dorsale (× 3); 3, portion gauche d'une plaque rostropinéale (BT183), peut-être associée à la plaque postnasale, en vue dorsale (× 3); 4, portion latérale présumée d'une plaque ventrolatérale antérieure (BT184) en vue latérale (× 3).

Lyhoalepis duckhoai *nov. gen., nov. sp., Middle Devonian ?, Ly Hoa sandstone, Ly Hoa Cape, Quang Binh Province, Vietnam. 1, presumed fragment of the left side of a skull-roof (BT182) in dorsal view (× 3); 2, left paranuchal plate (BT181) in dorsal view (× 3); 3, left portion of a rostropineal plate (BT183) and possibly associated postnasal plate in dorsal view (× 3); 4, presumed lateral portion of an anterior ventrolateral plate (BT184) in lateral view (× 3).*





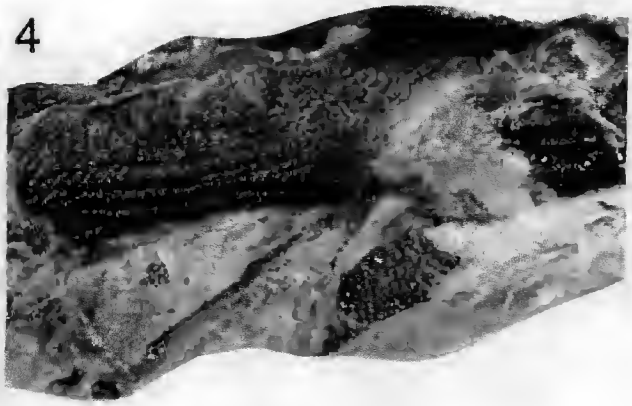


PLANCHE III

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (1995),
section C, n° 2-4 : 281-289.

Étude morphologique et signification phylogénétique de la boîte crânienne d'un Archosauriforme (Diapsida, Archosauromorpha) du Trias de la Série de Zarzaïtine (Algérie)

par Nor-Eddine JALIL

Résumé. — La boîte crânienne d'un Archosauriforme du Trias de la Série de Zarzaïtine (Algérie) est décrite. Plusieurs caractères, notamment sa crête prootique bien développée, sa paroi latérale bien ossifiée, sa fenêtre métotique divisée et la présence du foramen pour la carotide interne à la base du corps du basisphénoïde, latéralement au processus basisphénoïdien, ont permis de l'attribuer au clade Archosauria + Proterochampsidae.

Mots-clés. — Archosauria + Proterochampsidae (Vertebrata), Trias, Algérie, boîte crânienne, anatomie.

Abstract. — *Morphological study and phylogenetic significance of the braincase of an archosauriform (Diapsida, Archosauromorpha) from the Triassic of the Zarzaitine series (Algeria).* Abundant, but fragmentary material was collected from the Triassic of the Zarzaitine series (Triassic, Algeria), in 1957 by LAPPARENT and BUSSON, and then by BUSSON in the beginning of the 1960's. The archosauriform braincase described here belongs to this material and is deposited in the Laboratoire de Paléontologie of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, under the number ZAR 20. This braincase is attributed to a clade Archosauria + Proterochampsidae on the basis of four character-states. Its well developed crista prootica, the extensive participation of the para-basisphenoid in the well ossified lateral wall, the occurrence of a metotic fenestra divided into two openings (for the vagus (X) and accessory (XI) nerves on the one hand and for the passage for the glossopharyngeal nerve (IX) and the perilymphatic duct on the other), and the foramen for the internal carotid artery which enters the body of the basisphenoid laterally to the basipterygoid process constitute those characters.

Keywords. — Archosauria + Proterochampsidae (Vertebrata), Triassic, Algeria, neurocranium, anatomy.

N.-E. JALIL, *Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon F-75005 Paris.*

La Série de Zarzaïtine affleure dans le sud-est algérien, près de la frontière avec la Libye. Elle surmonte la Série de Tiguentourine datée du Carbonifère supérieur au Permien inférieur (ATTAR *et al.*, 1981 ; LEFRANC & GUIRAUD, 1990) et est surmontée par la Série de Taouratine du Jurassique moyen à supérieur (LEFRANC & GUIRAUD, 1990) ou Crétacé supérieur (BUSSON & CORNÉE, 1989).

Un matériel abondant mais fragmentaire fut récolté dans la Série de Zarzaïtine par LAPPARENT et BUSSON en 1957 (LAPPARENT, 1958), puis par BUSSON au début des années

soixante (comm. pers.). De nombreux travaux ont montré la diversité des vertébrés de cette série (LEHMAN, 1957, 1965, 1971 ; COUDRON, 1961 ; JALIL, 1990, 1994 ; JALIL *et al.*, sous presse ; WELLES, 1993). La boîte crânienne décrite ici fait partie de ce matériel. Elle est conservée au Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, sous le numéro ZAR 20.

DESCRIPTION

La boîte crânienne ZAR 20, presque complète, est étroite en vue axiale (fig. 2 ; pl. I, 1 et 2). La face occipitale est plate. Le condyle occipital, en forme de croissant, est petit par rapport à la grande taille du foramen magnum ovoïde (pl. I, 1).

Le basioccipital forme une grande partie du condyle occipital. Sa participation au foramen magnum et au plancher de la cavité céphalique est réduite à une étroite bande limitée latéralement par les deux exoccipitaux (pl. I, 1). Une profonde dépression ventrolatérale du basioccipital sépare le condyle occipital de la base des tubercules sphénoccipitaux. Une crête latérale s'étend de la base du tubercule sphénoccipital gauche vers l'extrémité antérieure de l'exoccipital et pourrait correspondre à la limite entre le basioccipital et le basisphénoïde (pl. I, 7).

Les exoccipitaux forment les deux branches dorsolatérales du condyle occipital. Ils sont triangulaires en vue latérale et sont percés par le foramen de sortie du nerf hypoglosse (XII) (fig. 1 ; pl. I, 6 et 7). Antérieurement, ils forment avec le basioccipital le bord postérieur de la fenêtre métotique où sont individualisés deux foramens. Le plus postérieur, antérodorsal au foramen du nerf hypoglosse, correspond au foramen des nerfs vague (X) et accessoire (XI). Le deuxième foramen, qui est plus antérieur et ventral, correspond au foramen de sortie du nerf glossopharyngien (IX) et à l'ouverture du conduit périlymphatique (fig. 1 ; pl. I, 6 et 7).

Seul l'emplacement du processus paroccipital gauche est visible. Les processus paroccipitaux semblent faire partie du contour du foramen magnum (pl. I, 1).

Le supraoccipital forme le bord dorsal du foramen magnum et plus du tiers supérieur de la hauteur conservée de la face occipitale (pl. I, 1). Ses limites antérolatérales avec le prootique et l'opisthotique ne sont pas visibles.

Le basisphénoïde forme le plancher de la cavité encéphalique en avant du basioccipital. Ses limites avec le parasphénoïde ne sont pas visibles. Seule la base du processus cultriforme du parasphénoïde semble être conservée (fig. 1, 2 ; pl. I, 2, 6 et 7). Le parabasisphénoïde participe de façon importante à la paroi latérale bien ossifiée de la boîte crânienne (fig. 1 ; pl. I, 6 et 7). Les processus basiptérygoïdiens sont plus allongés ventralement et sont situés latéralement par rapport aux tubercules sphénoccipitaux. Comme ces derniers, ils sont orientés ventrolatéralement et postérieurement (fig. 1, 2 ; pl. I, 4, 6 et 7). Deux profondes fosses médianes pour la musculature hypaxiale séparent chacun des tubercules sphénoccipitaux et processus basiptérygoïdiens à leurs bases (pl. I, 4). Cette organisation du basisphénoïde de ZAR 20 rappelle celle des Prosauropodes *Coloradia*, *Plateosaurus* et *Thecodontosaurus* (BONAPARTE, 1978 ; GALTON, 1984 ; GALTON & BAKKER, 1985). La boîte crânienne de *Plateosaurus engelhardti* (GALTON, 1984, fig. 4) présente en plus la même compression latérale que ZAR 20. Toutefois, les

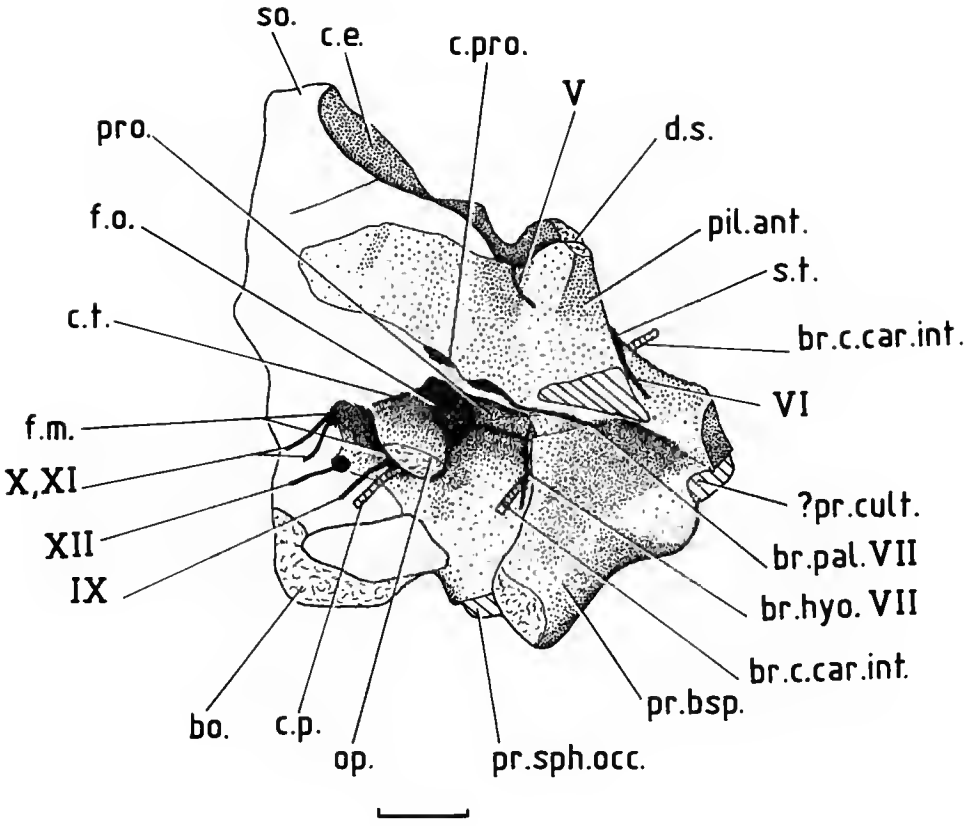


FIG. 1. — Archosauria + Proterochampsidae gen. et sp. indet. du Trias de la Série de Zarzaïtine (Algérie) : boîte crânienne en vue latérale droite. Échelle : 1 cm.

Abrév. : bo, basioccipital ; br. c. car. int., branche cérébrale de l'artère carotide interne ; c. e., cavité encéphalique ; c. i., crista interfenestralis ; c. p., conduit périlymphatique ; c. pro., crête prootique ; c. t., canal tympanique ; d. s., dorsum sellae ; f. m., fenêtre métotique ; f. o., fenêtre otique, f. p., fosse pituitaire ; f. s., fosse subarcuate ; op, opisthotique ; pil. ant., pila antotica ; pr. bsph., processus basisphénoïdien ; ?pr. cult., processus cultriforme du parasphénoïde ; pr. sph. occ., processus sphénoccipital ; pro, prootique ; so, supraoccipital ; s. t., selle turcique ; V, nerf trijumeau ; VI, nerf abducens ; br. pal. VII et br. hyo. VII, branches palatine et hyomandibulaire du nerf facial ; IX, nerf glossopharyngien ; X, nerf vague ; XI, nerf accessoire ; XII, nerf hypoglosse.

Archosauria + Proterochampsidae gen et sp. indet. from the Triassic of the Zarzaïtine series (Algeria) ; braincase in right lateral view. Scale bar : 1 cm.

Abbr. : bo, basiocciptal ; br. c. car. int., cerebral branch of the internal carotid artery ; c. e., brain cavity ; c. i., crista interfenestralis ; c. p., perilymphatic duct ; c. pro., crista prootica ; c. t., tympanic canal ; d. s., dorsum sellae ; f. m., metotic fenestra ; f. o., otic fenestra ; f. p., pituitary fossa ; f. s., subarcuate fossa ; op, opsithotic ; pil. ant., pila antotica ; pr. bsph., basisphenoid process ; ?pr. cult., cultriform process ; pr. sph. occ., sphenoccipital process ; pro, prootic ; so, supraoccipital ; s. t., sella turcica ; V, trigeminal nerve ; VI, abducens nerve ; br. pal. VII and br. hyo. VII, palatal and hyomandibular branches of the facial nerve ; IX, glossopharyngeal nerve ; X, vagus nerve ; XII, hypoglosse nerve.

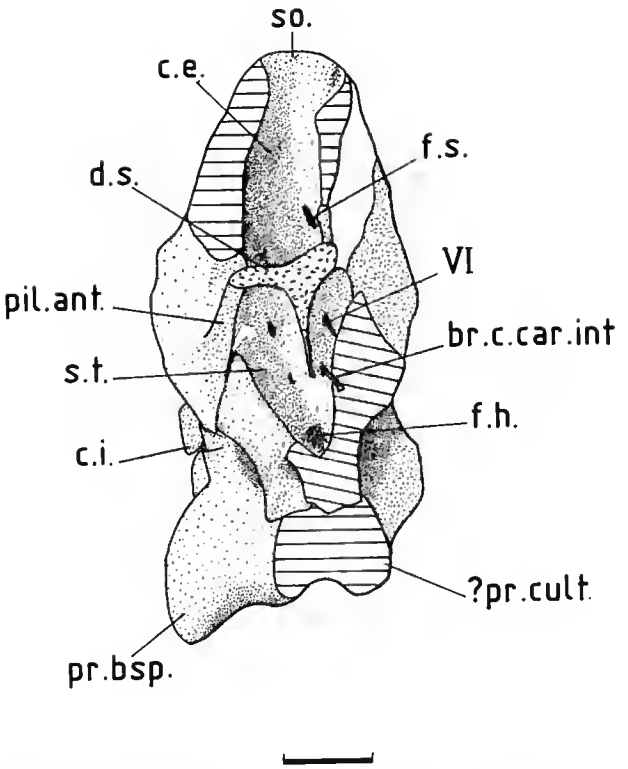


FIG. 2. — Archosauria + Proterochampsidae gen. et sp. indet. du Trias de la Série de Zarzaïtine (Algérie) : boîte crânienne en vue antérieure. Échelle : 1 cm.

Archosauria + Proterochampsidae gen. et sp. indet. from the Triassic of the Zarzaitine series (Algeria) : braincase in anterior view. Scale bar : 1 cm.

Prosauropodes se distinguent de ZAR 20 par la position beaucoup plus ventrale des processus basiptérygoïdiens et du processus cultriforme par rapport au condyle occipital (GALTON, 1990). Par ailleurs, *Plateosaurus* se distingue en plus par une crête transversale et des sillons longitudinaux sur la surface ventrale du basisphénoïde.

La branche cérébrale de l'artère carotide interne pénètre le basisphénoïde par un foramen latéral situé à la base du processus basiptérygoïdien (fig. 1 ; pl. I, 6). Ce trajet de la carotide interne est un caractère dérivé chez les Archosauriformes, caractérisant les Archosauria et les Proterochampsidae, par rapport à l'état plésiomorphe chez les autres amniotes où la carotide interne pénètre le basisphénoïde ventralement entre les deux processus basiptérygoïdiens (PARRISH, 1993).

La selle turcique creusée dans le basisphénoïde est visible en vue antérieure (fig. 2 ; pl. I, 2, 3 et 5). Sa paroi postérieure, la dorsum sellae, porte une faible crête osseuse longitudinale médiane qui sépare deux compartiments pour l'insertion des muscles bursalis et retractor bulbi des yeux (SÄVE-SÖDERBERGH, 1946). Deux paires de foramens creusent le plancher de la selle

turcique. Il s'agit des foramens pour les nerfs crâniens abducens (VI) postérolatéralement, et les branches cérébrales des artères des carotides internes antéromédialement (fig. 2 ; pl. I, 2, 3 et 5). Très antérieurement se trouve la fosse pituitaire pour l'hypophyse. Dorsalement le basisphénoïde est séparé du prootique par un petit espace, occupé par du sédiment, qui était certainement rempli par du cartilage.

En vue latérale, le prootique est traversé par la crête prootique bien développée et orientée postérodorsalement (fig. 1 ; pl. I, 6 et 7). Cette dernière, qui est absente chez le Thérapside *Placerias*, le Captorhinomorphe *Captorhinus*, les Diapsides *Petrolacosaurus*, *Youngina* et *Sphenodon* (PRICE, 1935 ; CAMP & WELLES, 1956 ; EVANS, 1986, 1987 ; REISZ, 1981), caractérise certains Lépidosauriens avancés et les Archosauromorphes. Le prootique émet un processus dorsal, la pila antotica, qui forme la limite antérieure de l'incisure prootique pour le nerf trijumeau (V) (fig. 1 ; pl. I, 6 et 7). La pila antotica bien développée et les surfaces rugueuses sur les bords dorsaux des pro- et opisthotiques, pouvant correspondre à des surfaces articulaires avec le latérosphénoïde, laissent supposer que ce dernier était bien ossifié chez ZAR 20. Un latérosphénoïde bien ossifié est une caractéristique des Archosauriformes (CLARK *et al.*, 1993). Chez les Archosauromorphes primitifs : les Rhynchosaures et *Prolacerta* dépourvus d'un latérosphénoïde bien ossifié, la pila antotica reste discrète et étroite (CHATTERJEE, 1974 ; GOW, 1975 ; BENTON, 1983 ; EVANS, 1986). Les deux pila antotica sont reliées par un pont osseux vertical, le dorsum sellae. Un fin sillon sur le bord antérieur de la pila antotica trace le trajet du nerf abducens à l'extérieur de la selle turcique (fig. 1, 2 ; pl. I, 2 et 6). Le foramen pour le nerf facial (VII) creuse la paroi latérale du prootique juste en dessous de la crista prootica. Un sillon longitudinal part de ce foramen et creuse le prootique et le basisphénoïde. Il correspond au trajet de la branche palatine du nerf facial. Le trajet de la branche hyomandibulaire du nerf facial semble être indiqué par un sillon qui creuse le basisphénoïde ventralement le long du bord postérieur du processus basiptérygoïdien (fig. 1 ; pl. I, 6).

La fosse subarcuate, qui accueillait la portion latérale du cerebellum, le flocculus, est visible sous forme d'une dépression sur le côté médian de la paroi latérale du prootique (fig. 2 ; pl. I, 2, 3 et 5).

Une fine ligne postérodorsale part du bord postérodorsal de la fenêtre otique et pourrait correspondre à la limite entre le prootique et l'opisthotique. Le bord dorsal et la moitié antérieure de la capsule otique seraient ainsi constitués par le prootique, avec une faible contribution ventrale du basisphénoïde. La cavité vestibulaire contenant l'utricule et le saccule est arrondie antérieurement et est légèrement comprimée latéralement. Dorsalement à cette cavité et sur le côté médian des parois latérales, se trouvent deux renflements formant un V à pointe postérieure. Ils correspondent certainement à l'emplacement des canaux semi-circulaires de l'oreille interne.

L'opisthotique forme le bord postérieur de la fenêtre otique. Il émet un processus ventral en forme de massue qui, avec un prolongement dorsal du basisphénoïde et probablement aussi du basioccipital, forment la crista interfenestralis séparant la fenêtre otique de la fissure métotique (fig. 1 ; pl. I, 6 et 7). Ce processus ventral de l'opisthotique est très semblable à celui décrit chez *Prolacerta*, *Euparkeria*, *Proterosuchus* et *Mesosuchus* (CRUIKSHANK, 1970, 1972 ; EVANS, 1986). Le canal tympanique, orienté postérolatéralement, creuse l'opisthotique en un fin canal qui s'étend du bord postérodorsal de la fenêtre otique jusqu'à la base du processus paroccipital (fig. 1).

DISCUSSION

La présence d'une crête prootique et d'une pila antotica bien développées, l'importante participation du para-basisphénoïde à la paroi latérale de la boîte crânienne, qui est bien ossifiée, le processus ventral de l'opisthotique en forme de massue et la fenêtre métotique divisée suggèrent d'attribuer ZAR 20 aux Archosauromorphes. Par ailleurs, ZAR 20 partage un caractère dérivé avec le clade Archosauria + Proterochampsidae (le foramen pour la carotide interne qui pénètre le corps du basisphénoïde latéralement aux processus basiptérygoïdiens) (PARRISH, 1993). Les autres caractères utilisés dans la recherche des relations phylogénétiques des Archosauriformes entre eux ne concernent pas la boîte crânienne et sont par conséquent hors de propos dans cette analyse (BENTON, 1985, 1990 ; BENTON & CLARK, 1988 ; NOVAS, 1992). Par ailleurs, et en dépit des ressemblances entre ZAR 20 et la boîte crânienne de certains Prosauropodes notamment *Plateosaurus engelhardti* (compression latérale, orientation postéroventrale des processus basiptérygoïdiens), il serait préférable de limiter l'attribution de ZAR 20 au clade Archosauria + Proterochampsidae car, pour le moment, il n'existe aucun caractère dérivé permettant de l'attribuer avec certitude à aucun des deux taxons Archosauria ou Proterochampsidae, ni au groupe des Prosauropodes.

Remerciements

L'auteur remercie M. le Pr. Ph. TAQUET pour lui avoir permis d'étudier le matériel de la Série de Zarzaïtine, MM. Ph. JANVIER et H.-D. SUES pour leurs conseils et critiques à la lecture du manuscrit préliminaire ainsi que Mme F. PILARD et Mlle N. KINEFUCHI pour leur aide dans la réalisation des planches. Les photographies ont été réalisées par MM. D. SERRETTE et L. MERLETTE.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ATTAR, A., J. FABRE, PH. JANVIER & J.-P. LEHMAN, 1981. — Les vertébrés de la Formation de Tiguentourine (Permo-Carbonifère, bassin d'Illizi, Algérie). *Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 4 (4) : 301-309.

BENTON, M. J., 1983. — The Triassic reptile *Hyperodapedon* from Elgin : functional morphology and relationships. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B, **302** : 605-717.

— 1985. — Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zool. J. Linn. Soc.*, 84 : 97-164.

— 1990. — Origin and interrelationships of dinosaurs. *In* : The Dinosauria (D. B. WEISHAMPEL, P. DODSON and H. OSMOLSKA, eds.), University of California Press, 11-30.

BENTON, M. J. & J. M. CLARK, 1988. — Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. *In* : The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, vol. 1 (M. J. BENTON, ed.). Clarendon Press, Oxford : 289-332.

BONAPARTE, J. F., 1978. — *Coloradia brevis* n. g. et n. sp. (Saurischia, Prosauropoda), dinosaurio Plateosauridae de la Formacion Los Colorados, Triasico Superior de La Rioja, Argentina, *Ameghiniana*, **15** : 327-332.

BUSSON, G. & A. CORNÉE, 1989. — Données sur le paléoclimat déduites de la sédimentation continentale du Mésozoïque saharien. *Publication occasionnelle du Centre international pour la Formation et les Échanges géologiques* : 1-86.

CAMP, C. L. & S. P. WELLES, 1956. — Triassic dicynodont reptiles. Part I. The North American genus *Placerias*. *Mem. Univ. California*, **13** : 255-304.

CHATERJEE, S., 1974. — A rhynchosaur from the Upper Triassic Maleri Formation of India. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B, **267** : 209-261.

CLARK, J. M., J. WELMAN, J. A. GAUTIER & J. M. PARRISH, 1993. — The laterosphenoid bone of early archosauriforms. *J. Vert. Paleont.*, **13** : 48-57.

COUDRON, J., 1961. — Étude de quelques vertébrés du Gour Laoud. Mémoire pour le Diplôme d'Études Supérieures, Université de Paris : 1-54.

CRUICHSHANK, A. R. I., 1970. — Early thecodont braincases. *Proc. International Gondwana Symposium*, **2** : 683-685.

— 1972. — The proterosuchian thecodonts. *In* : *Studies in Vertebrate Evolution*. (K. A. JOYSEY and T. S. KEMP, eds) Oliver & Boyd, Edinburgh : 89-119.

EVANS, S. E., 1986. — The braincase of *Prolacerta broomi* (Reptilia, Triassic). *N. Jb. Geol. Paläont., Abh*, **173** : 181-200.

— 1987. — The braincase of *Youngina capensis* (Reptilia : Diapsida : Permian). *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* H. 4 : 193-203.

GALTON, P. M., 1984. — Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. *Geologica et Palaeontologica*, **18** : 139-158.

— 1990. — Basal Sauropodomorpha-Prosauropoda. *In* : The Dinosauria (D. B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmolska, eds.), University of California Press : 320-344.

GALTON, P. M. & R. T. BAKKER, 1985. — The cranial anatomy of the prosauropod dinosaur « *Efraasia diagnostica* », a juvenile individual of *Sellosaurus gracilis* from the Upper Triassic of Nordwurttemberg, West Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, B, **117** : 1-15.

GOW, C. E., 1975. — The morphology and the relationships of *Youngina capensis* Broom and *Prolacerta broomi* Parrington. *Palaeont. Africana*, **18** : 89-131.

JALIL, N. E., 1990. — Sur deux crânes de petits Sauria (Amniota, Diapsida) du Trias moyen de l'Algérie. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **311** (2) : 731-736.

— 1994. — Sur la présence de Brachyopoidea (Vertebrata, Tetrapoda, Temnospondyli) dans la Série de Zarzaïtine (Trias, Algérie). *C. r. Acad. Sci., Paris*, **318** (2) : 1687-1691.

JALIL, N., S. G. LUCAS & A. P. HUNT, (sous presse). — Biochronological significance of aetosaurs and phytosaurs in the Triassic Zarzaitine series. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*

LAPPARENT, A. F. de, 1958. — Nouvelles reconnaissances géologiques entre Ohanet et Bourharet (Sahara Central). Travaux de l'Institut de Recherches Sahariennes. Chronique des missions : 213-218.

LEFRANC, J. P. & R. GUIRAUD, 1990. — The Continental Intercalaire of the northwestern Sahara and its equivalents in the neighbouring regions. *J. African Earth Sc.*, **10** (1-2) : 27-77.

LEHMAN, J. P., 1957. — Les Stégocéphales sahariens, *Annls Paléont.* (Vertébrés), **43** : 139-145.

— 1965. — Les progrés récents de la paléontologie des Vertébrés au Sud de la Méditerranée, *Israel J. Zool.*, **14** : 173-184.

— 1971. — Nouveaux Vertébrés du Trias de la Série de Zarzaïtine, *Annls Paléont. (Vertébrés)*, **57** (1) : 71-93.

NOVAS, F. E., 1992. — Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the herrerasauridae. *Palaeontology*, **35** : 51-62.

PARRISH, J. M., 1993. — Phylogeny of the Crocodylotarsi, with particular reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *J. Vert. Paleont.*, **13** : 287-308.

PRICE, L. I., 1935. — Notes on the braincase of *Captorhinus*. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, **40** : 377-386.

REISZ, R. R., 1981. — A diapsid reptile from the Pennsylvanian of Kansas. *Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, Special Publication, **7** : 1-74.

SÄVE-SÖDERBERGH, G., 1946. — On the fossa hypophyseos and the attachment of the retractor bulbi group in *Sphenodon, Varanus* and *Lacerta*. *Ark. Zool.*, 38 A, **11** : 1-24.

WELLES, S. P., 1993. — A review of the lonchorhynchine trematosaurs (Labyrinthodontia), and a description of a new genus from the Lower Moenkopi Formation of Arizona. *Paleobios*, **14** (3) : 1-24.

Manuscrit reçu le 19 août 1994.
Manuscrit révisé reçu le 10 septembre 1994.

PLANCHE I

Archosauria + Proterochampsidae gen. et sp. indet. de la Série de Zarzaïtine (Trias, Algérie) : boîte crânienne en vues postérieure, (1) ; antérieure, (2) ; antéro-dorsale, (3) ; ventrale (4) ; dorsale, (5) ; latérale droite, (6) ; et latérale gauche (7). Échelle : 1 cm.

Archosauria + Proterochampsidae gen. et sp. indet., from the Zarzaitine series (Algeria, Triassic) : braincase in posterior, (1) ; anterior, (2) ; anterodorsal, (3) ; ventral, (4) ; dorsal, (5) ; right lateral, (6) ; and left lateral (7) views. Scale bar : 1 cm.

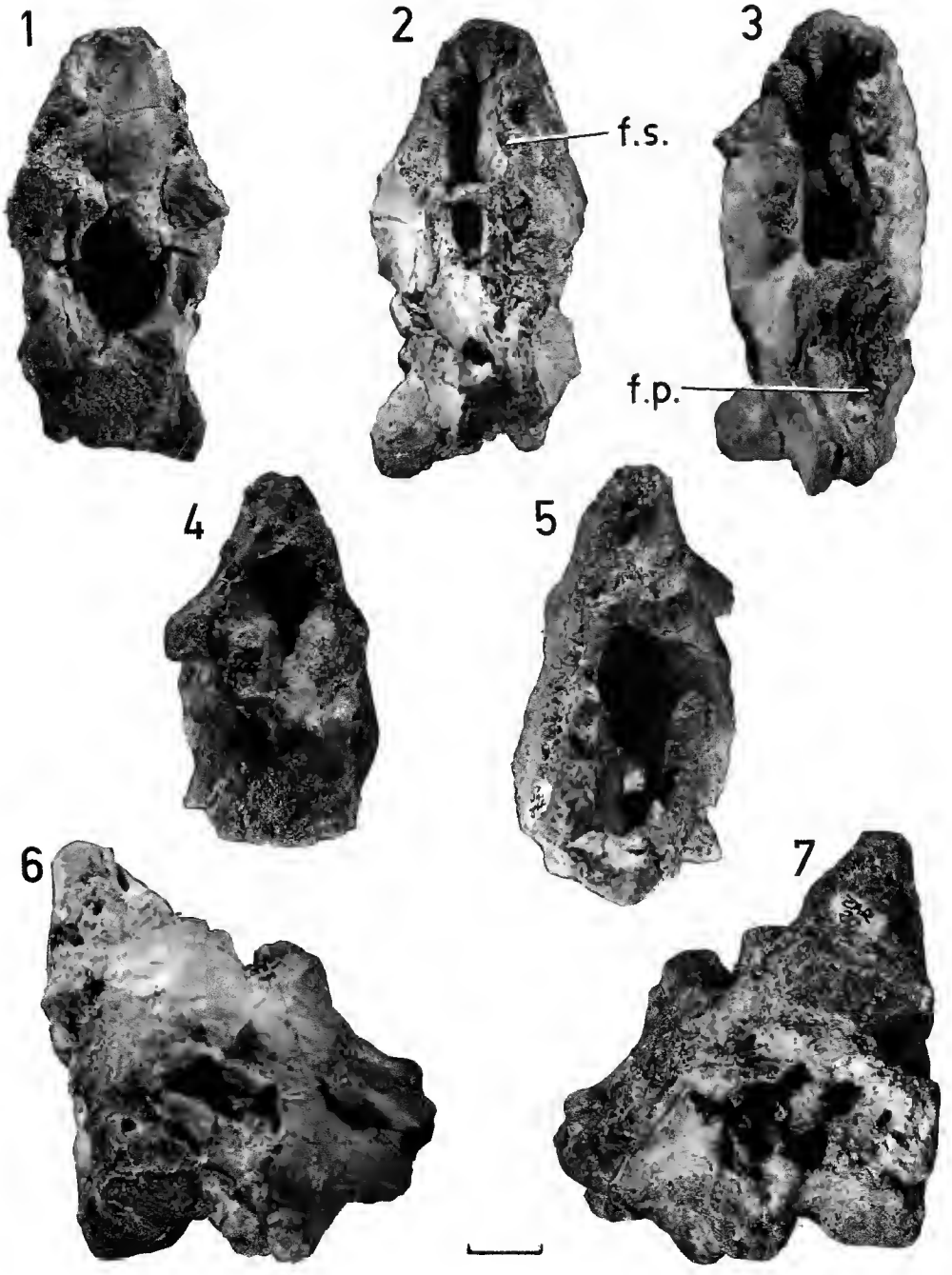


PLANCHE I

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (1995),
section C, n° 2-4 : 291-312.

Further data and reflexions on the tribosphenid mammals (Tribotheria) from the Early Cretaceous of Morocco

by Denise SIGOGNEAU-RUSSELL

Abstract. — In this paper are described 11 new teeth or fragments of teeth from the ?Berriasian of the Haut Atlas Oriental of Morocco, belonging to primitive tribosphenid mammals. The new material increases significantly our knowledge of the previously described taxa : *Tribotherium africanum* Sigogneau-Russell, 1991 and *Hypomylos phelizoni* Sigogneau-Russell, 1992, and permits the recognition of a third one for a very small form, *H. micros* sp. nov. It appears more and more probable that the metatherian and eutherian lines were only two among the several lines that evolved from the earliest tribosphenids, themselves conceivably differentiated at the end of the Jurassic.

Keywords. — Tribosphenic mammals, Early Cretaceous, Morocco, metacristid, evolution.

Résumé. — *Données et considérations nouvelles sur les mammifères tribosphéniques* (Tribotheria) *du Crétacé inférieur du Maroc.* Cet article décrit 11 nouvelles dents ou fragments en provenance du Haut Atlas oriental marocain, ayant appartenu à des mammifères tribosphéniques de niveau primitif. Ces nouvelles pièces accroissent notablement notre connaissance des taxons antérieurement définis *Tribotherium africanum* Sigogneau-Russell, 1991 et *Hypomylos phelizoni* Sigogneau-Russell, 1992, et permettent de proposer un troisième taxon pour une très petite forme, *H. micros* nov. sp. Enfin cinq spécimens restent de position systématique incertaine. L'étude de ces nouveaux échantillons est aussi l'occasion de retracer, dans la lignée prétribosphénique, l'évolution de la partie postérieure du trigonide des molaires inférieures (en rapport avec le retrait du paracone, le développement du métacone et l'amorce du protocone des molaires supérieures) depuis le Jurassique moyen jusqu'a la fin du Crétacé inférieur. L'âge de cette faune marocaine reste imprécis, mais la persistance de la métacristide et l'absence d'un talonide tricupside sur les molaires tribosphéniques inférieures récoltées dans ce gisement parlent en faveur d'un âge crétacé tout à fait inférieur. Enfin les caractères dérivés présents sur ces dents (étroit plateau labial aux molaires supérieures, très petit paraconide aux molaires inférieures) pourraient être invoqués pour placer les taxons correspondants à la base de la lignée euthérienne ; mais il n'est pas exclu non plus qu'il s'agisse en fait d'une branche latérale de Tribosphenida, groupe qui ne se réduit certainement pas aux seuls Euthériens et Métathériens. Il semble en effet de plus en plus probable que de nombreux rameaux, dont ces deux lignées, se soient rapidement différenciés à partir des premiers mammifères tribosphéniques, eux-mêmes vraisemblablement apparus dès la fin du Jurassique.

Mots-clés. — Mammifères tribosphéniques, Crétacé basal, Maroc, métacristide, évolution.

D. SIGOGNEAU-RUSSELL, *Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle et URA 12 du CNRS, 8, rue Buffon, F-75005, Paris.*

The Early Cretaceous Moroccan locality of Anoual, discovered by the author and colleagues during a systematic prospection through the High Atlas Mountains in 1983, and

exploited in 1986 and 1988, has yielded a rich microvertebrate fauna which has already given rise to 9 publications since 1988 (see in particular SIGOGNEAU-RUSSELL *et al.*, 1990, for geology and stratigraphy). As the sorting of the acid-desaggregated matrix slowly proceeds, new elements appear that slowly increase our knowledge of the tribosphenid mammals thriving in that part of Gondwana at the beginning of the Cretaceous : since the 1991-1992 publications, we have 11 additional tribosphenic teeth or fragments, 4 uppers and 7 lowers, which are presented and commented upon. The following descriptions are based on views from the teeth as inserted in the upper, or lower, jaws.

DESCRIPTION

Infraclass TRIBOTHERIA Bütler, 1978

Order and family indet.

Tribotherium africanum Sigogneau-Russell, 1991

This taxon, the first tribosphenic mammal to be described from the Mesozoic of Africa, was until now known only by the type tooth (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1991), an upper molar crown (SA 39) lacking in the antero-labial corner. SA 72 (fig. 1) is an almost complete right crown (? M1/) with the antero-labial corner intact but with a damaged posterior border ; moreover, the lingual root is preserved. It thus very appropriately allows the original description to be completed ; the comparison with the other Early Cretaceous Tribosphenida is also made clearer.

The size of SA 72 is very close to that of the type specimen SA 39 : length = 1.42 (1.19 for SA 39 but incomplete) ; width = 1.91 (SA 39, 1.80 ?)

The height and width of the paracone relative to the metacone are similar to those of SA 39 ; the same is true for the height and width of the protocone relative to the paracone ; and also for the position of the paraconule relative to the protocone. Again the para- and metacone are aligned longitudinally, but their lateral crests form a steep angle between them on the labial side. The absence of an ectoflexus is confirmed. The labial cingulum follows approximately the same course as in SA 39 with a slightly bigger bulge between stylocone and metastyle.

A first difference lies in the possibly smaller metaconule, and a much higher paraconule ; cusp " c " appears also to have been smaller, more labial than posterior relative to the metacone, and less protruding ; metastyle 1 is not preserved, but metastyle 2 is slightly more prominent. The protocone does not lean so much forwards, the paracone-metacone are flatter lingually, while the metacone is more convex in labial view.

Among the characters not observable on the type tooth are the great compression of the lingual root corresponding to the narrowness of the protocone, the great development of the stylocone labially and of the parastylar wing anteriorly ; the latter is indeed situated not only anterior but lingual to the paracone, an unusual situation. The continuation of the paraconular crest to the base of the parastyle in a very faint and low crest (anterior cingulum of FOX, 1975) barely delimites a ledge anterior to the paracone.

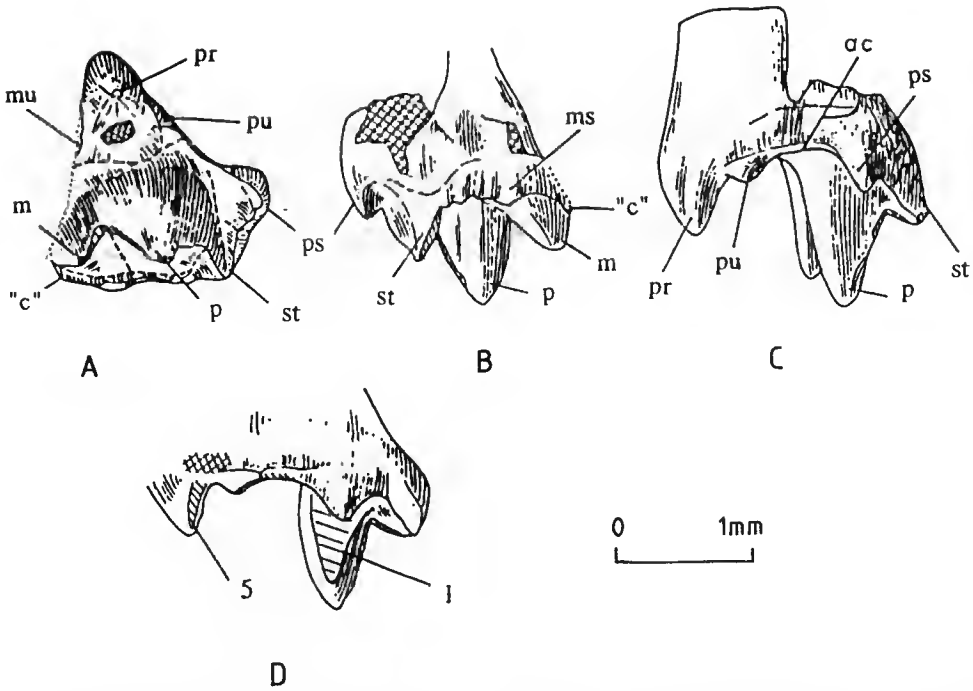


FIG. 1. — *Tribotherium africanum* SA 72, right upper molar. A, occlusal view ; B, labial view ; C, anterior view ; D, the same, with wear facets. ac, anterior cingulum ; " c ", cusp " c " ; m, metacone ; ms, metastyle ; mu, metaconule ; p, paracone ; pr, protocone ; pu, paraconule ; ps, parastyle ; st, stylocone. 1, 5, wear facets according to the numerotation of CROMPTON, 1971. Hatching, wear surfaces ; dots and cross-hatching, broken edges and surfaces.

Tribotherium africanum *SA 72, molaire supérieure droite. A, vue occlusale ; B, vue labiale ; C, vue antérieure ; D, la même, avec les facettes d'usure. ac, cingulum antérieur ; "c", tubercule "c" ; m, métacone ; ms, métastyle ; mu, métaconule ; p, paracone ; pr, protocone ; pu, paraconule ; ps, parastyle ; st, stylocone. 1, 5, facettes d'usure selon la numérotation de* CROMPTON, *1971. Hachures, surfaces d'usure ; pointillés et contre-hachures, bords et surfaces brisés.*

The central crests of the paracone and metacone (postparacrista and premetacrista) have been lightly abraded ; so have the anterior crest of the paracone and that linking the latter to the stylocone (preparacrista) ; the latter cusp has been strongly hollowed by wear. A wear facet 5 (CROMPTON, 1971) is discernible on the anterior side of the protocone, but not the facet 6, which was identifiable on the type tooth. Facet 1, though very faint, extends low toward the tip of the paracone ; finally, the cingulum has been touched by wear at the level of the paraconule.

Two left (SA 71) and right (SA 56) labial fragments appear to be attributable to the same taxon. On SA 71 (fig. 2) (lg = 1.10) are preserved the paracone, metacone and the anterior labial corner. The metacone is slightly shorter relative to the paracone than in the two previous teeth, but the ensemble made by the two cusps is almost as concave labially as on the type. Still labially, the cingulum is not irregular in its preserved part. The preserved crista remain very fresh, but clear wear facets are visible on the posterior face of the paracone and apparent but less clearly on the anterior face of the metacone ; the stylocone is again hollowed by wear.

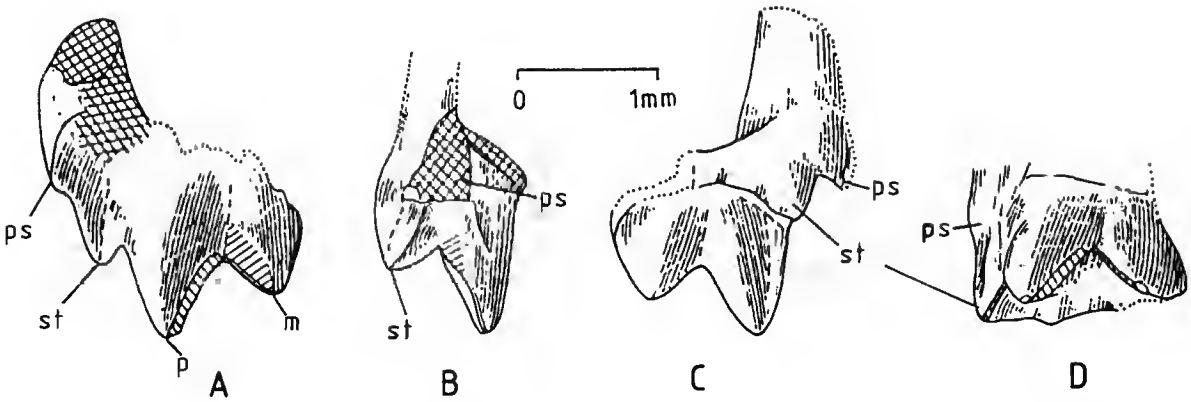


FIG. 2. — *Tribotherium africanum* SA 71, labial part of a left upper molar. A, lingual view ; B, anterior view ; C, labial view ; D, occlusal view. (Abbr. as in fig. 1.)

Tribotherium africanum *SA 71, partie labiale d'une molaire supérieure. A, vue linguale ; B, vue antérieure ; C, vue labiale ; D, vue occlusale. (Abrév. voir fig. 1.)*

SA 56 (fig. 3) (lg = 0,80) has the paracone, metacone and the postero-labial corner preserved : the development of " c " appears very similar to that of the type ; this cuspule is again situated on the crest ascending from the metacone, halfway between it and the metastyle 1 ; the latter, if correctly interpreted, is indeed situated upwards, labially and slightly anteriorly to the level of cusp " c " while in *Pappotherium* and in *Prokennalestes* it is directly posterior to it and hence posterior to the level of the metacone ; it thus forms the postero-labial angle of the tooth. Here this metastyle 1 is even more discrete than on the type tooth ; so is metastyle 2, which is less bulbous (two metastyles are also identified as such in *Pappotherium* by CROMPTON and KIELAN-JAWOROWSKA, 1978). This fragment, SA 56, is even fresher in preservation than the previous one and wear has just started to show on the anterior sides of the paracone and metacone.

Altogether, the primitive status of *Tribotherium*, recognized in 1991, is confirmed : the small height and the narrowness of the protocone, in addition to its cylindrical shape, are more primitive than even in deltatheridiids and quite different from that of all placentals including *Prokennalestes*. Other characters of similar significance are : the high twinning of the para- and metacone (only a very shallow valley is formed between the two lingually, instead of a deep V as in *Prokennalestes* for example), and the smallness of the latter ; the small or inconstant development of the unwinged conules ; the height of the stylocone, its situation in front of the paracone, and the extension of the parastylar wing ; and finally the situation of cusp " c ", on the ascending crest emanating from the metacone.

The alleged resemblances (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1991) with the two Texan Albian genera, *Pappotherium* and *Holoclemensia*, all lie in primitive characters ; *Tribotherium* appears even more primitive in the anterior cingulum being narrower and not so everted ; in fact the anterior wall of the paracone remains the most anterior part of the tooth : this character places *Tribotherium* just after the state represented by *Potamotelses*, which does not have a complete

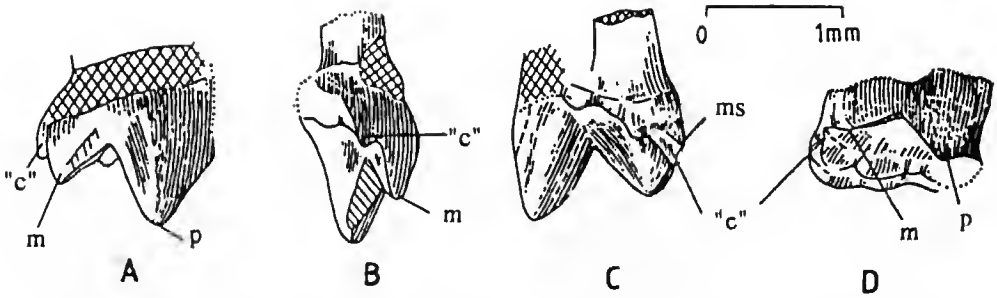


FIG. 3. — *Tribotherium africanum* SA 56, labial part of a right upper molar. A, lingual view : B, posterior view ; C, labial view ; D, occlusal view. (Abbr. as in fig. 1.)

Tribotherium africanum *SA 56, partie labiale d'une molaire supérieure droite. A, vue linguale ; B, vue postérieure ; C, vue labiale ; D, vue occlusale. (Abrév. voir fig. 1.)*

anterior cingulum but only an anterior flange at the level of the parastyle, (and supposedly *Aegialodon* Fox, 1975), and before that of these Albian genera ; *Tribotherium* is also more primitive than the latter in the flatter lingual face of the paracone and metacone (which recalls the situation in *Deltatheridium*). Finally, the extension of the wear surface on the whole height of the anterior face of the paracone seems to attest to an intermediate stage of evolution between the single rank and double rank shear (Fox, 1975). The large paraconule (in fact small on the type) does not contradict that primitive state ; in the process described by Fox, such a cusp is initially a piercing device subsidiary to the protocone, as long as it remains unwinged and close to that cusp.

But *Tribotherium* is at the same time more and differently derived than *Potamotelses* and the Albian genera (fig. 4C) in the conical shape of the protocone (labially concave in the latter), in the antero-lingual situation of the parastyle relative to the paracone (even if one interprets SA 72 as an anterior molar), in the absence of an ectoflexus and the narrowness of the labial shelf. These four character states definitely place the African genus on another line than that leading to the Albian genera, contrary to what I proposed in 1991 ; perhaps closer, as suggested by KIELAN-JAWOROWSKA (1992) to the base of the eutherian line (see fig. 4B comparing the upper molar of *Prokennalestes* and *Tribotherium*) but certainly not on it : *Prokennalestes* is not as specialized with respect to the labial shelf or the reduction of cusp " c ".

This derived state of *Tribotherium* especially regarding the labial shelf has raised doubt as to the Berriasian age of the Anoual fauna. But, granted the fact that this age is not definitely founded, this state could also simply testify to the antiquity of the tribosphenic specialization, as well as to the diversification which very soon followed this specialization.

In this perspective *Peramus*, hardly older than *Tribotherium* or *Aegialodon* but with only an incipient (or vestigial ?) lingual cingulum, certainly represents a relict form. Confirmation of this point is found in *Palaeoxonodon* Freeman, 1976, from the Bathonian of Kirtlington (England), at least 30 millions years older than *Peramus*, and which has been defined on a lower molar whose talonid is almost as developed as that of *Peramus*, only lacking the hypoconid (or hypoconulid).

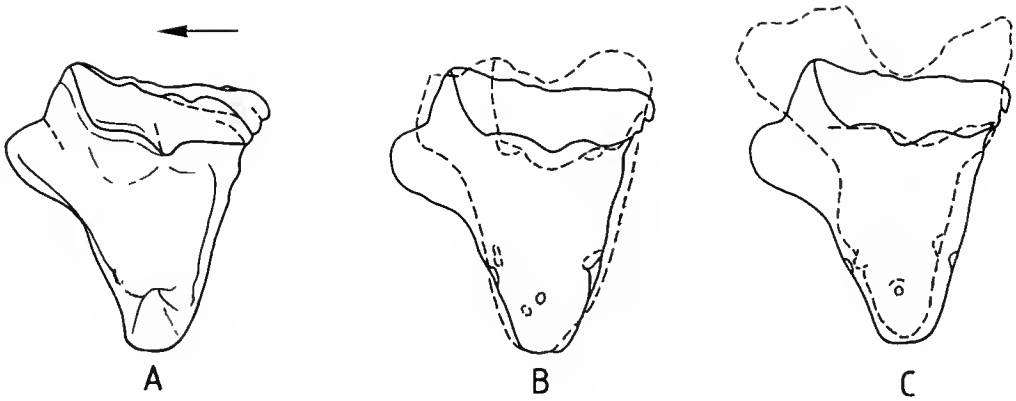


FIG. 4. — A, *Tribotherium africanum*, reconstruction of an upper molar in occlusal view, from SA 39 and SA 72 ; B, comparison between the upper molar of *Tribotherium africanum* and *Prokennalestes trofimovi* (in dotted line) ; C, comparison between the upper molar of *Tribotherium africanum* and *Holoclemensia texana* (in dotted line). The arrow is oriented towards the front.

A, Tribotherium africanum, *reconstitution d'une molaire supérieure en vue occlusale, à partir de SA 39 et SA 72 ; B, comparaison entre la molaire supérieure de* Tribotherium africanum *et* Prokennalestes trofimovi *(en pointillés) ; C, comparaison entre la molaire supérieure de* Tribotherium africanum *et* Holoclemensia texana *(en pointillés). La flèche est orientée vers l'avant.*

EMENDED DIAGNOSIS of *Tribotherium africanum* : Tribotherian mammal whose upper molars are provided with a somewhat anteriorly curved protocone, well individualized but remaining lower than the metacone. Paracone much higher than the metacone. Conules small and unwinged. Cuspule " c " well demarcated and situated high on the postmetacrista. Very narrow labial shelf, and reduced metastyles ; no cusp C. No posterior cingulum (*sensu* Fox, 1975). Anterior cingulum joins the parastyle. Stylocone prominent and anteriorly situated ; parastyle wide, and lingual to the level of the paracone. No ectoflexus.

?Tribotherium africanum

We tentatively assign to this genus and species SA 74, a left lower molar, complete but for the two talonid cusps which have been truncated ; the tip of the paraconid has also been broken off, and the enamel has been badly eroded, which renders difficult the identification of the wear facets (fig. 5).

The tooth (lg = 1.68 ; la = 0.90) is shorter than the type tooth (SA 54) of *Hypomylos phelizoni* Sigogneau-Russell, 1992 (lg = 2.1 ; la = 1.0), and quite different morphologically. The trigonid is more compact, with the protoconid being situated more directly labial to the metaconid : the protoconid, then, does not have this long flat lingual face, but a shorter one, somewhat convex and posteriorly inclined anteriorly at the top ; it is consequently much more compressed labially. In fact the metaconid is wider at the base than the protoconid, a reverse situation with respect to that of SA 54 ; but, above all, it stands much more vertically ; however the posterior wall of the trigonid remains oblique. Though the para- and metaconid have the same relative proportions as on SA 54, they are almost aligned lingually and practically meet at their base. Finally, the antero-labial cuspule is here better individualized as a crest.

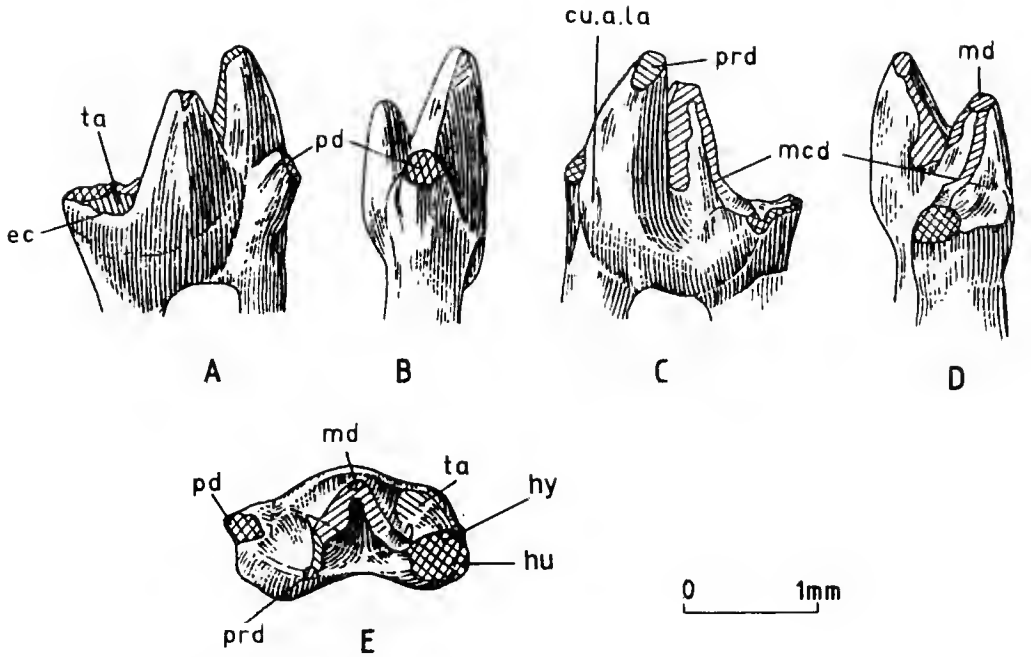


FIG. 5. — *?Tribotherium africanum*, left lower molar SA 74. A, lingual view; B, anterior view; C, labial view; D, posterior view; E, occlusal view. ec, entocristid; cu. a. la, antero-labial cuspule; hu, hypoconulid; hy, hypoconid; md, metaconid; mcd, distal metacristid; pd, paraconid; prd, protoconid; ta, talonid. Hatching, wear surfaces; dots and cross-hatching, broken edges and surfaces.

?Tribotherium africanum, *molaire inférieure gauche SA 74. A, vue linguale; B, vue antérieure; C, vue labiale; D, vue postérieure; E, vue occlusale. ec, entocristide; cu.a.la, cuspule antéro-labial; hu, hypoconulide; hy, hypoconide; md, métaconide, mcd, métacristide distale; pd, paraconide; prd, protoconide; ta, talonide. Hachures, surfaces d'usure; pointillés et contre-hachures, bords et surfaces brisés.*

The talonid is also relatively shorter than on SA 54. The lingual border is intact and shows a clearer entocristid, with no protrusion at the level of the entoconid (but an incipient protrusion may have been worn away ?). The talonid basin is clearly less inclined lingually than on the type tooth of *Hypomylos* (and of *Trinititherium*, the only Texan genus with only two talonid cusps). The labial part consists of a single large circular section interpreted as mainly representing the hypoconid, protruding strongly labially, and supposedly a narrow and close hypoconulid (though the anterior indentation of the trigonid suggests a salient hypoconulid on the adjacent tooth); on the contrary, these two cusps are well separated on SA 54 and the situation here would thus be closer to that of *Trinititherium*. There may have been a small step between metacristid and " cristid obliqua " (which would have been secondarily flattened) such as that seen in that position in *Hypomylos* and *Trinititherium*. The distal metacristid itself has been eroded as has been the protocristid, but it is surprising how the posterior face of the

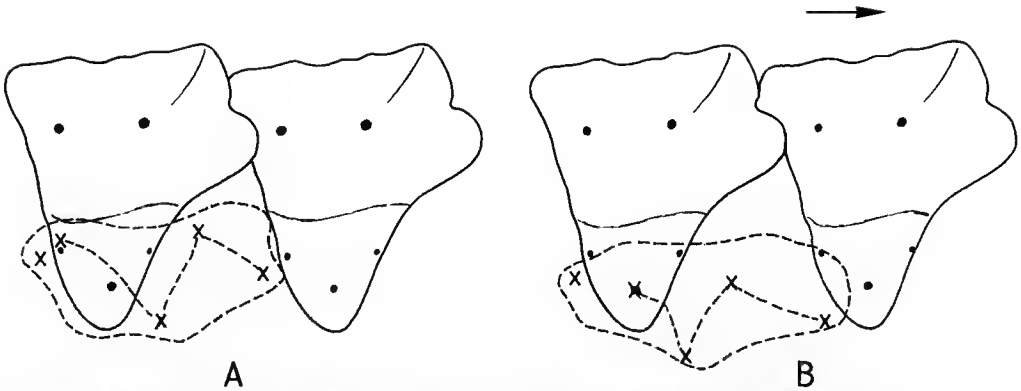


FIG. 6. — A, attempt of occlusion between the upper molar of *Tribotherium africanum* and the lower molar SA 74, attributed to this taxon ; B, attempt of occlusion between the upper molar of *Tribotherium africanum* and the lower molar of *Hypomylos phelizoni*. The arrow is oriented towards the front.

A, tentative d'occlusion entre la molaire supérieure de Tribotherium africanum *et la molaire inférieure SA 74, attribuée à ce taxon ; B, tentative d'occlusion entre la molaire supérieure de* Tribotherium africanum *et la molaire inférieure de* Hypomylos phelizoni. *La flèche est orientée vers l'avant.*

protoconid and anterior face of the metaconid remain more round than flat or even concave as is usual in all the other therian lower molars observed.

A wear surface is detectable on the top of the anterior face of the protoconid, but the remaining surface is not well preserved ; as already mentioned, the posterior crest of this cusp and the labial face of the metaconid have been abraded. As for the talonid basin, there seems to have been two distinct wear surfaces, one labially and another one lingually, situated at a deeper level.

In summary, SA 74 is quite different from the type of *Hypomylos phelizoni* (even if one takes into account a possible different position in the dental series, SA 54 representing probably a first molar), without being closer to the lower molars attributed to the Albian genera ; the one mentioned resemblance with *Trinititherium* at the level of the hypoconulid is counterbalanced by notable differences at the level of the talonid basin and of the trigonid.

It was thus appropriate to envisage the possible attribution of SA 74 to *Tribotherium*. Now that we can reconstruct the complete upper molar of this genus, we have again attempted to occlude *Hypomylos* SA 54 with it. This attempt confirms the distinction of the two genera, while showing the existence of a possible association between *Tribotherium* and SA 74 (fig. 6). It is true that a facet 6 on the type upper molar supposes the presence of an entoconid on its lower counterpart (though no facet 6 was found on the second upper molar SA 72), but in fact this facet is low situated and could have been caused by the anterior wall of the paraconid of the next tooth. Secondly, the presence of a complete " anterior cingulum " on the upper molar of *Tribotherium* implies, if one follows Fox (1975) the absence of a distal metacristid on the corresponding lower molar : such a metacristid was present on SA 74, but it is worn ; such wear is unexpected since that crest is precisely the limit of the wear surface formed by the paracone and is usually exaggerated by this wear ; it could then have been produced by the incipient anterior cingulum and the paraconule of the upper molar (which also show some wear on

SA 72) : we may have here the stage preceding the disappearance of this cristid. It must be remembered that, on the upper molar of *Tribotherium*, the anterior face of the paracone is as extensively attacked by wear as in *Potamotelses* (Fox, 1975, fig. 18), testifying to a primitive mode of shear in spite of the presence of a complete anterior cingulum. Finally the presence, still met in SA 74 (fig. 7), on the posterior face of the trigonid, of a triangle (between the metacristid and a more or less well defined entocristid), mostly corresponds to the small size of the protocone ; when the latter increases relatively to the paracone, this cusp retreats, leaving room for the sliding of the protocone on the posterior face of the metaconid ; the distal metacristid then disappears, and the crista obliqua abuts directly on the metaconid ; at that stage the triangle becomes a rectangle : SA 74 is thus at a stage directly preceding, in this respect, the lower molars of *Potamotelses*, where the distal metacristid and the crista obliqua no longer follow each other, the latter being slightly displaced labially relatively to the metacristid. The next stage is represented by the lower teeth from Texas.

In summary, this peculiar condition of SA 74, with a persisting distal metacristid, hence of a posterior triangle on the trigonid and a still oblique posterior trigonid wall (though more transverse than on SA 54), may thus be functionally compatible with the peculiar morphology of the upper molar of *Tribotherium*, which possesses a well developed paraconule nearly aligned with the anterior face of the protocone (somewhat like on the hypothetical upper molar of *Aegialodon*, Crompton, 1971), a very narrow anterior cingulum, and a very lingual and anterior parastyle. This again would represent the very first step in the elaboration of a second rank shear, close to but differently approached than that of *Potamotelses*. It should be added that in *Potamotelses*, upper molars also possess cuspules on the preprotocrista and postprotocrista, but Fox does not consider them to be conules ; there is also an anterior labial shelf, but it stops at the level of the paracone. Finally, the protocone of *Potamotelses* is larger relatively than that of *Tribotherium* (*Potamotelses* was included in the metatherians by Butler, 1978 and 1990, and Marshall & Kielan-Jaworowska, 1992).

This attribution of SA 74 to *Tribotherium*, if confirmed, attests to the position of the latter as slightly more evolved than *Hypomylos* (the upper molar of which would have had no conules and no anterior cingulum) and fills one more gap in the morphological series represented in figure 7. In this series the distal metacristid can be followed from *Palaeoxonodon*, where it makes its first certain appearance, accompanied by an oblique posterior trigonid wall. In the known tinodontids (*sensu* Fox, 1984) the crest descending ventro-labially from the apex of the metaconid is inconsistent : Fox (1975) mentions its presence in " two unworn molars of *Kuehneotherium* " from Wales, but it could be detected in only two of the *Kuehneotherium* specimens from France and none exists in *Tinodon* ; there is one in *Woutersia* Sigogneau-Russell, 1983 ; but whether this crest is homologous to the distal metacristid is uncertain, if it is, then the appearance of the pretribosphenid line is to be sought within the early Theria : the presence of a distal metacristid (which, as has been already noted, signifies the retreat of the paracone from the most lingual part of the posterior face of the trigonid) is indeed a major step in the initiation of the tribosphenid line. Anyway there is a true distal metacristid in *Amphitherium* (in fact there may be a close relationship between this form and *Palaeoxonodon*). On the contrary, its unequivocal absence is to be noted in *Spalacotherium* as well as in dryolestids where the posterior wall of the trigonid is transverse (the ridge mentioned by Prothero as " possibly homologous to the cristid obliqua " in Dryolestidae is clearly not functionnally so ; the presence of a crest has also been noted in the paurodont *Tathiodon* (Fox,

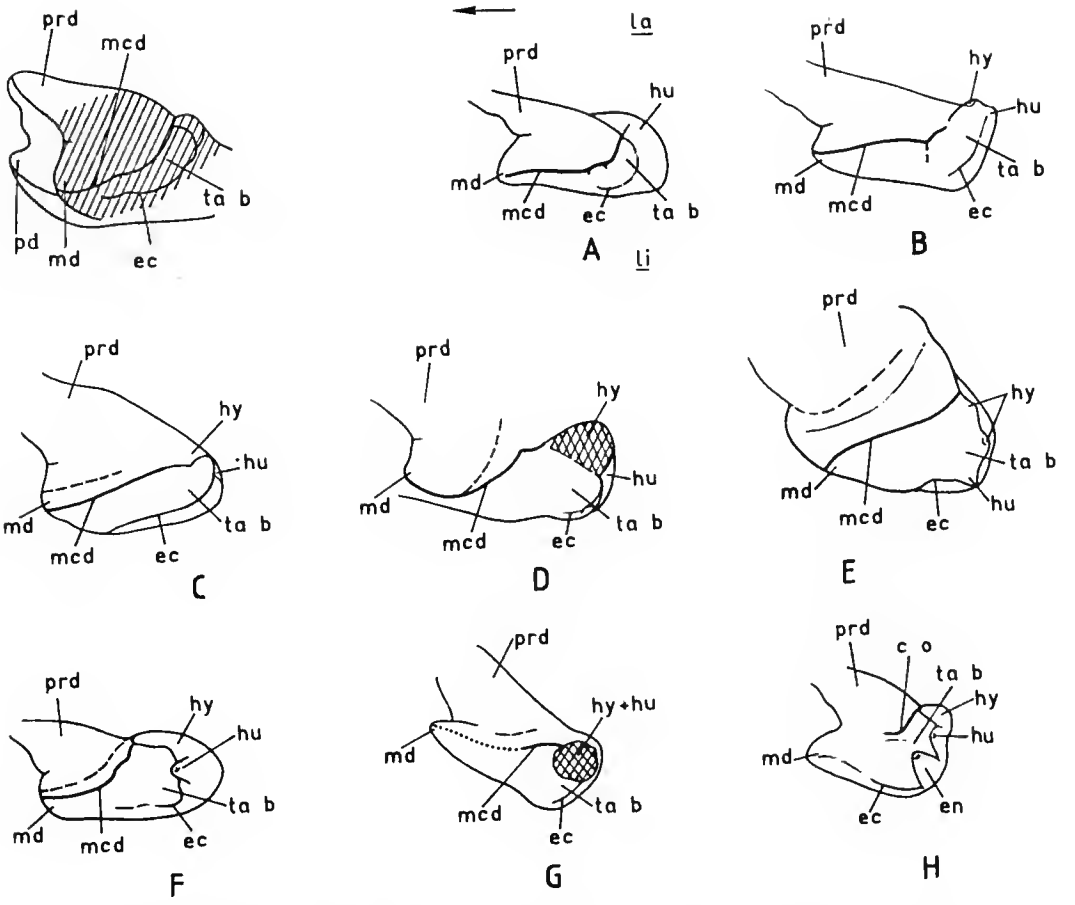


FIG. 7. — Evolutionary stages of the posterior part of the trigonid and of the talonid from the middle Jurassic forms to the Albian genera of Texas. The metaconid and talonid are seen in occluso-posterior view and the distal metacristid is shown as a heavy line **(the area represented is hatched on the model tooth on the top left)**. A, *Palaeoxonodon*; B, *Peramus*; C, *Kielantherium*; D, *Trinititherium*; E, *Aegialodon*; F, *Hypomylos phelizoni*; G, *?Tribotherium*; H, *Holoclemensia*. All approx. × 50 except F, G, H, × 25. La, labial; Li, lingual; c o, cristid obliqua; en, entoconid; ta b, talonid basin. The arrow is oriented towards the front. (Other abbr. as in fig. 5.)

Étapes évolutives de la partie postérieure du trigonide et du talonide depuis les formes du Jurassique moyen jusqu'aux genres albiens du Texas. Le métaconide et le talonide sont figurés en vue occluso-postérieure et la métacristide distale est dessinée en trait fort ***(la surface étudiée est hachurée sur la dent modèle figurée dans l'angle supérieur gauche)****. A,* Palaeoxonodon *; B,* Peramus *; C,* Kielantherium *; D,* Trinititherium *; E,* Aegialodon *; F,* Hypomylos phelizoni *; G,* ?Tribotherium *; H,* Holoclemensia. *Tous × 50 env. exceptés F, G, H, × 25. La, labial ; Li, lingual ; co, crête oblique ; en, entoconide ; ta b, bassin du talonide. (Autres abrév. voir fig. 5.) La flèche est orientée vers l'avant.*

1975), but none appears to exist in the paurodont *Foxraptor* Bakker & Carpenter, 1990). From *Palaeoxonodon* or *Amphitherium* then, we pass to *Peramus*, where the posterior triangle remains very narrow, to *Kielantherium* where the posterior wall of the trigonid is not oblique as in *Peramus* [1] and the triangle is better expressed ; then to *Aegialodon* and *Hypomylos*, where the latter has notably increased, finally to *?Tribotherium* SA 74, with a last presence in *Potamotelses* : the lower molars attributed to the Albian genera *Pappotherium* and *Holoclemensia* no longer have a distal metacristid, the crista obliqua only reaches the level of the posterior limit of the metaconid, and the posterior wall of the trigonid is fully transverse (there is no need to emphasize that the succession presented here is **purely** morphological, various specializations in the invoked taxa excluding any ancestral-descendant relationships). It is thus clear that the tribosphenic line was well on its way as early as the middle Jurassic : at that time, then, three diverging lines (symmetrodont, dryolestid and pretribosphenid) had already emerged from an early tinodontid stock.

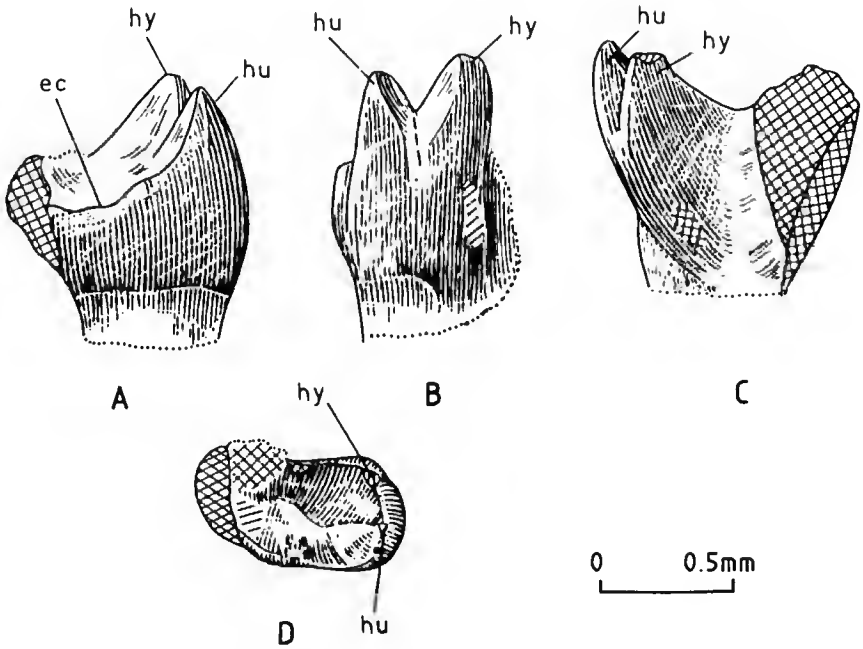


FIG. 8. — *?Tribotherium africanum*, left talonid SA 79. A, lingual view ; B, posterior view ; C, labial view ; D, occlusal view. (Abbr. as in fig. 5.)

?Tribotherium africanum, *talonide gauche SA 79. A, vue linguale ; B, vue postérieure ; C, vue labiale ; D, vue occlusale. (Abrév. voir fig. 5.)*

1. To be noted is the variation in the inclination of this posterior trigonid wall along the jaw in *Peramus* as well as in *Kielantherium*, the only genera where several molars are preserved in a row, the first molar being much more vertical than the last.

SA 79 (fig. 8) is a right talonid bordered by two closely appressed cusps, one being more labial and one more distal. The basin is distinctly concave and non-inclined lingually ; the lingual border is irregular, the most anterior 'peak' possibly representing an incipient entoconid. There apparently was a step at the base of the distal metacristid. The enamel is very fresh and no wear surface is detectable. Totally different from the talonid of *Hypomylos phelizoni* by the shape of the hypoconid and its closeness to the hypoconulid, SA 79 may very well have belonged to the same taxon as SA 74, on which we have noted the relative shortness of the talonid, and for which we have suggested the proximity of the two cusps ; the posterior position of the hypoconid would fit with the short posterior wall of the metacone of *Tribotherium*, the genus to which we have tentatively attributed SA 74. The other characters mentioned do not oppose this rapprochement between the latter and SA 79.

Infraclass TRIBOTHERIA Bütler, 1978

Order and family indet.

Genus **HYPOMYLOS** Sigogneau-Russell, 1992

Hypomylos micros n. sp.

SA 76 (fig. 9) is a small lower right molar (lg = 1,22 ; la = 0,62) which has lost the tips of the paraconid and the metaconid, part of the hypoconid and the extreme point of the hypoconulid. It is considerably smaller (3/5th) than the type tooth of *Hypomylos phelizoni*, SA 54 (about the size of a lower molar of *Peramus*). However, the general resemblance to SA 54 is quite remarkable : same proportions of the trigonid cusps, same posterior position of the metaconid relative to the protoconid, same lingual separation of the para- and metaconid not quite aligned lingually and same lingual slope of the latter ; this cusp is however flatter labio-lingually and less conical. The antero-labial cuspule is reduced to a slight bump, as in SA 54. But the protoconid is somewhat narrower, hence less curved labio-lingually ; it is also sowewhat shorter, hence less expanded distally. The difference with SA 54 is more marked at the level of the talonid : the entocristid (here again devoid of an entoconid) is somewhat more clearly marked and delimits a less lingually inclined basin ; the hypoconid is more pinched ; the hypoconulid certainly had the tubular shape preserved on SA 54 while being perhaps less proeminent. Above all, the labial incisure between the trigonid and talonid is deeper and longer, while the hypoconulid-hypoconid ensemble is shorter and perhaps more round in occlusal view. Wear has slightly affected the anterior face of the protoconid and more deeply the lingual half of its posterior face. The distal metacristid is extremely sharp, and lacks a step at its base (contrary to SA 54) ; it delimits the very worn labial face of the metaconid from the protoconal triangle oriented more directly posteriorly ; like the latter, the talonid basin has clearly undergone the attack of a protocone, but, possibly due to the small size of this tooth, I was not able to recognize two wear facets. Finally facet 4, corresponding to the metacone, is very clearly delimited from that, more anterior, resulting from the paracone.

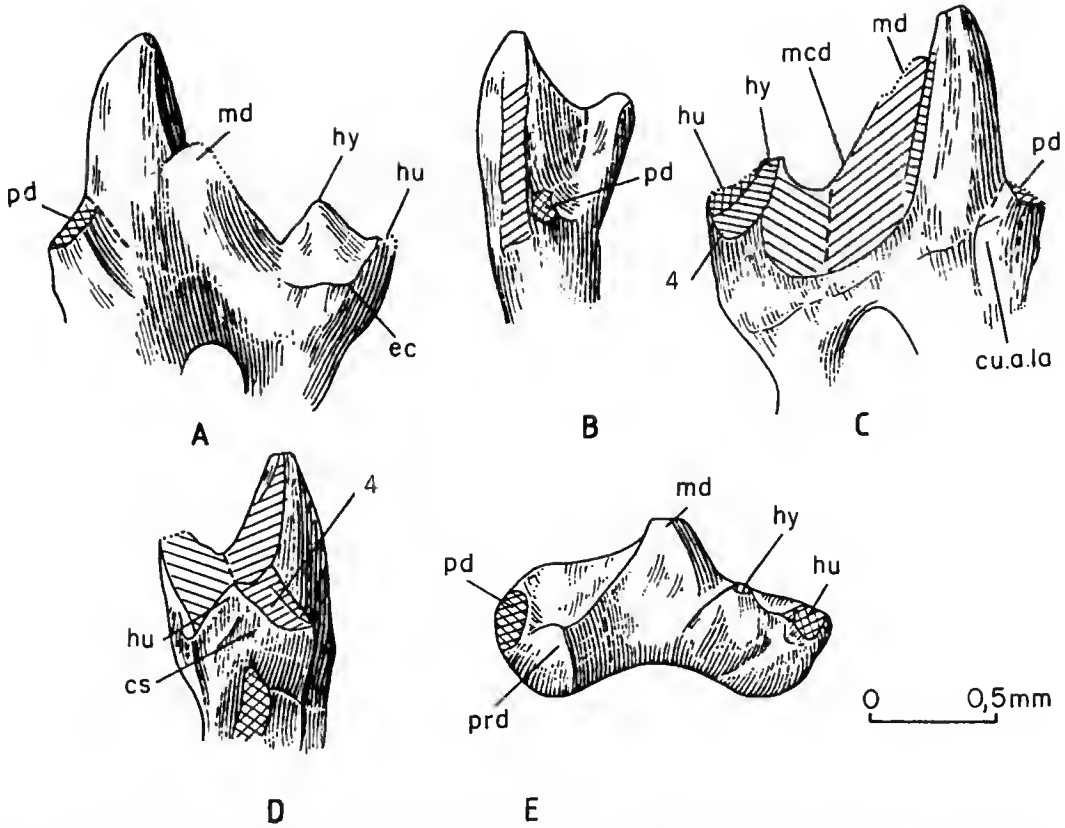


FIG. 9. — *Hypomylos micros* sp. nov., type specimen SA 76. A, lingual view; B, anterior view; C, labial view; D, posterior view; E, occluso-labial view. cs, contact surface. (Other abbr. as in fig. 5.)

Hypomylos micros *sp. nov., spécimen type SA 76. A, vue linguale; B, vue antérieure; C, vue linguale; D, vue postérieure; E, vue occluso-labiale. cs, surface de contact. (Autres abrév. voir fig. 5.)*

We first thought that this small tooth could represent the last molar of *Hypomylos phelizoni*, in spite of its quite considerable difference in size (from 3 to 5 as against 4 to 5 between M/2 and M/4 of *Kielantherium*); but the almost certain presence of a contact facet at the rear of the talonid infirms this view and the morphological differences between the two specimens well seem to attest that SA 76 represents a distinct taxon.

With the lower molar SA 74 attributed above to *?Tribotherium africanum*, the differences at the level of the trigonid are the same as those separating this tooth from the type molar of *Hypomylos phelizoni* : in particular the lingual flattening of the protoconid, the labio-lingual narrowness of the metaconid and its lingual slope in SA 76; but there is no step at the base of the distal metacristid, which is as acute as in SA 54. On the contrary the talonid, as well as each of its two cusps, would have proportions closer to those of SA 74 and the slope of the basin is quite similar. But in general, the evolutionary stage of SA 76, such as testified by the derived characters, seems closer to that of SA 54 than to SA 74; hence its inclusion in the genus

Hypomylos, which in addition does not involve an important modification of the diagnosis of the latter.

The differences from *Trinititherium*, which also has only two talonid cusps, reside in the very compressed trigonid of that genus with a more vertical metaconid ; the hypoconulid is also larger. In *Kermackia*, where the metaconid is labio-lingually compressed somewhat like that of SA 76, again the trigonid is more compressed and the talonid more excavated and equipped with an entoconid. As for *Slaughteria*, besides its three talonid cusps, it can be immediately distinguished by the disappearance of the distal metacristid. With *Kielantherium* finally, the difference is considerable : in that genus, the trigonid is more compact with a paraconid equal to or bigger than the metaconid, and the talonid is shorter and inclined in the opposite direction. These comparisons confirm the distinctiveness of the genus *Hypomylos*, which certainly represents one of the most precocious steps in the tribosphenic differenciation.

EMENDED DIAGNOSIS of the genus *Hypomylos* : tribosphenic mammals with lower molars characterized by the long protoconid flat lingually, the reduction of the paraconid, by the flatness of the metaconid strongly inclined lingually, by the long and very narrow talonid inclined lingually and lacking an entoconid, and by a persistent metacristid ; the hypoconid and hypoconulid are not closely approached to each other.

EMENDED DIAGNOSIS of *H. phelizoni* : large size, very long hypoconid, talonid basin strongly inclined lingually.

DIAGNOSIS of *H. micros* : size 3/5th of *H. phelizoni*. Protoconid narrower ; relatively shorter, flatter metaconid and a wider and somewhat shorter talonid with a basin less inclined lingually ; hypoconid narrower and more pinched.

?**Hypomylos** sp.

1 — SA 82 (fig. 10) is a complete right lower molar, undamaged but for the very tips of the protoconid and hypoconid (lg = 1.48 ; la = 0.96).

It is characterized again by a completely asymetrical trigonid, with a very reduced paraconid barely protruding above the paralophid ; a protoconid compressed labially but flat lingually ; a strong metaconid posteriorly situated relative to the protoconid, convex lingually and slightly inclined posteriorly ; a V-shaped crest, supporting a slight bump under the paraconid, connects both lingual cusps which are situated on about the same lingual level. The metacristid is transversely oriented and is not followed by a step. An anterior cuspule is well defined at the labial base of the protoconid.

The talonid is compact, with the hypoconid and hypoconulid subequal and the hypoconid remaining entirely labial ; there is no entoconid but for a very slight bump on the entocristid. The basin is only moderately inclined lingually. The two roots are subequal, with a slight preeminence of the posterior root ; this fact and its inclination towards the rear may suggest a last molar.

Wear is slight and manifested as a very faint elongated facet on the posterior face of the protoconid ; the same face of the metaconid is worn concave ; the anterior face of the hypoconulid also shows some wear.

The size is close to that of SA 74, referred to *?Tribotherium* ; moreover it shares with the

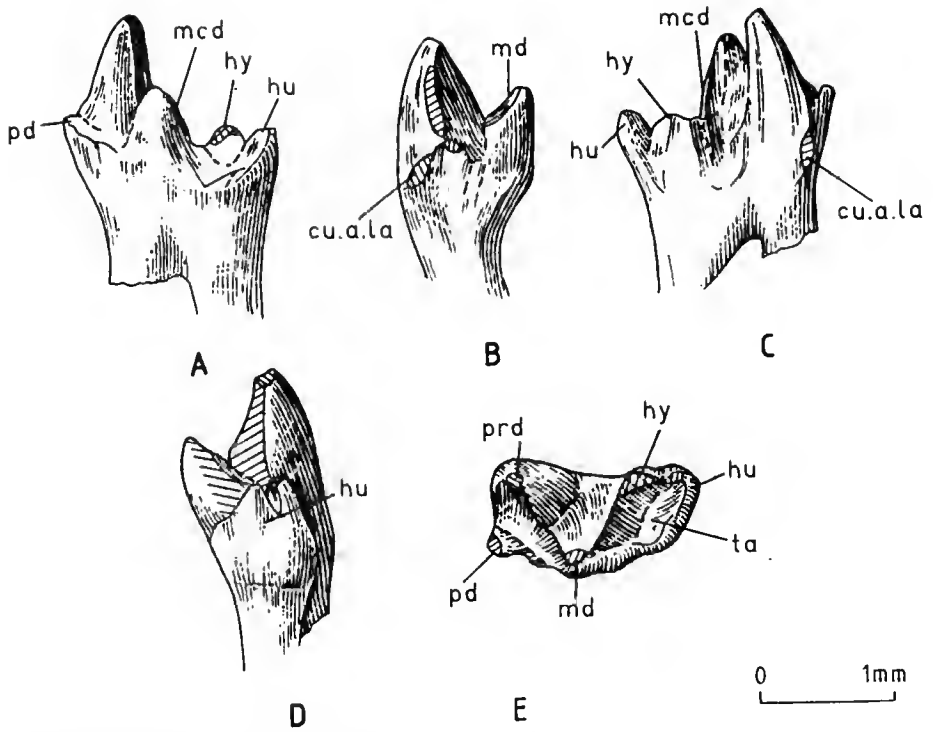


FIG. 10. — *?Hypomylos* sp., right lower molar SA 82. A, lingual view ; B, anterior view ; C, labial view ; D, posterior view ; E, occlusal view. (Abbr. as in fig. 5.)

?Hypomylos *sp., molaire inférieure droite SA 82. A, vue linguale ; B, vue antérieure ; C, vue labiale ; D, vue postérieure ; E, vue occlusale. (Abrév. voir fig. 5.)*

latter the wide talonid basin and the anterior configuration of the trigonid ; but it differs from that tooth by a smaller paraconid, a flat lingual face of the protoconid, a more convex lingual face of the metaconid ; the latter is set more posteriorly and is more inclined lingually at the top ; finally, the greatest difference lies in the talonid, in which a wide sulcus between metaconid and hypoconid does not occur.

By all these characters, SA 82 is closer to *Hypomylos phelizoni*, SA 54 ; but the protoconid is much more compressed, the metacristid is more directly transverse, and the antero-labial cuspule is better defined. Even if these characters could be attributed to a different position in the row, there remains a notable difference in size ; but mostly the talonid basin is relatively wider and not so inclined lingually. SA 82 certainly does not represent the same species as SA 54 ; but whether it should be referred to *Hypomylos* remains uncertain.

2 — SA 83 (lg = 1.38 ; la = 0.80) (fig. 11) is a right lower tooth with very peculiar characteristics. The protoconid is very long antero-posteriorly, slightly convex lingually and shows labially a strong vertical ridge bordered by two concave " wings ". The medio-labial base

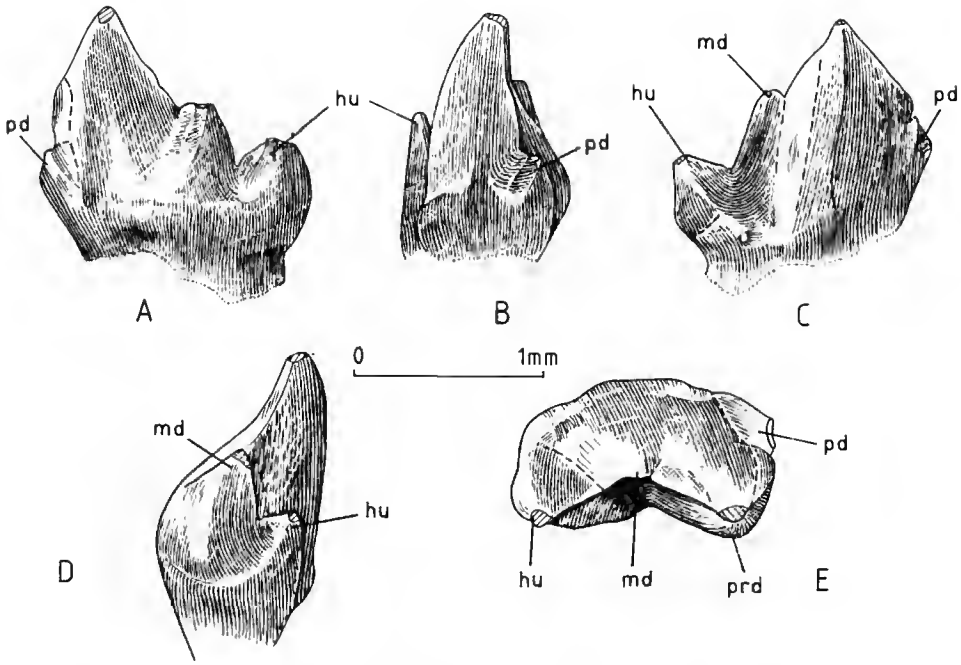


FIG. 11. — *?Hypomylos* sp., right lower ?premolar SA 83. A, lingual view ; B, anterior view ; C, labial view ; D, posterior view ; E, occlusal view. (Abbr. as in fig. 5.)

?Hypomylos *sp., ?prémolaire inférieure droite SA 83. A, vue linguale ; B, vue antérieure ; C, vue labiale ; D, vue postérieure ; E, vue occlusale. (Abrév. voir fig. 5.)*

of the protoconid is underlined by a well defined cingulum. The paraconid is barely indicated (there is of course no anterior cuspule) and the metaconid remains low (hence no lingual inclination at the top). Following the lingual base of the paraconid is a very slight bump, as in SA 82, but the paraconid rim does not join the metaconid, unlike SA 82 and like SA 54, type-specimen of *Hypomylos phelizoni*. This trigonid is somewhat reminiscent of the trigonid attributed to *Picopsis* Fox, 1980, but for the less detached para- and metaconid.

The talonid of SA 83 is short and bears only one large and high labial cusp ; the basal lingual rim of the talonid basin is well rounded, the " basin " itself being of course very inclined lingually. The postprotocristid is not transverse but oblique and extended longitudinally (forming the edge of the concave wing) recalling again the state in SA 54, and the metaconid labial sulcus (paracone sulcus) is narrow and deep.

As already mentioned, by many of these characters, the tooth evokes SA 54 of *Hypomylos phelizoni*, while being much less molariform. It is also reminiscent to a lesser degree of SA 82 (to which it is closer in size). In fact, the main differences with these two teeth (longer protoconid, lower para- and metaconid, talonid shorter and unicuspid) might be attributed to the possibility that SA 83 would represent a last premolar. This would imply a premolarization of the last premolar, in the tribotherian genus concerned, much more pronounced than in

Prokennalestes (KIELAN-JAWOROWSKA & DASHZEVEG, 1989 ; SIGOGNEAU-RUSSELL *et al.*, 1992), but it would recall the situation in *Peramus*, where the nature of the 5th lower postcanine has long been disputed, due to its high degree of molarization. Such a situation for SA 83, if correctly interpreted as a last lower premolar of *Hypomylos* sp., would confirm that molarization of the last premolar is not only a eutherian character. It could also suggest that the presence of molariform premolars in the Albian of Texas (SLAUGHTER, 1971 ; BUTLER, 1978) does not necessarily plead in favor of the presence of eutherians at that time in North America. (Even the situation of the genus *Slaughteria*, included in the eutherians by FOX (1980), BUTLER (1990) and MARSHALL & KIELAN-JAWOROWSKA (1992) on the basis of the replacement of more than one milk-molar, remains, in our opinion, uncertain.)

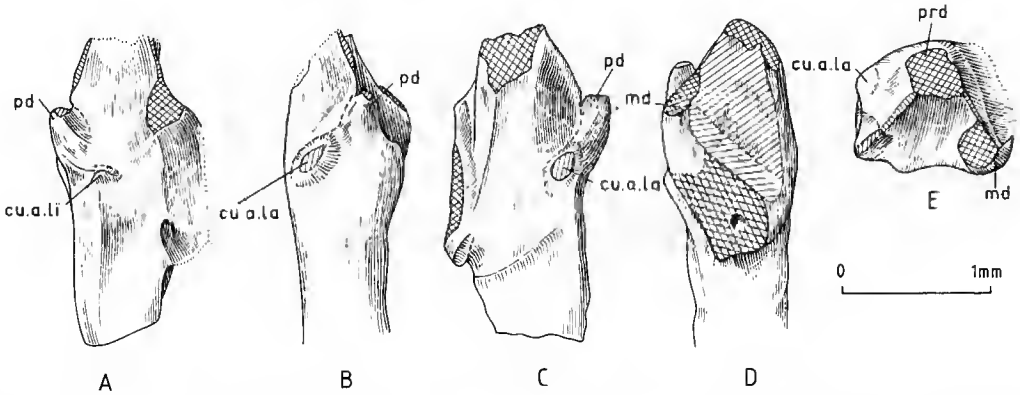


FIG. 12. — *?Hypomylos* sp., right trigonid SA 45. A, lingual view ; B, anterior view ; C, labial view ; D, posterior view ; E, occlusal view. cu. a. li, antero-lingual cuspule. (Other abbr. as in fig. 5.)

?Hypomylos *sp., trigonide droit SA 45. A, vue linguale ; B, vue antérieure ; C, vue labiale ; D, vue postérieure ; E, vue occlusale. cu. a. li, cuspule antéro-lingual. (Autres abrév. voir fig. 5.)*

3 — SA 45 (fig. 12) is a right, incomplete trigonid, of a size similar to that of *H. phelizoni* SA 54 (lg = 1.11 ; la = 0.88) ; it is reminiscent also of that tooth at the level of the protoconid, long and flat lingually, even concave ; the paraconid shows the same reduction ; furthermore, the para- and metaconid do not touch each other at their base either. But the antero-labial cuspule is better detached than on SA 54 (all the while being more modest than on SA 74), and there exists a discrete lingual cuspule at the base of the paraconid ; moreover the anterior and posterior faces of the protoconid are flatter ; the para- and metaconid seem to have been almost aligned lingually (but the body of the metaconid is not preserved). The anterior and posterior crests of the protoconid have been slightly abraded ; the anterior face of the protoconid has undergone slight wear, the posterior face more intensive wear which made it flatter and which has strongly hollowed the labial face of the metaconid ; the latter seems to have been very inclined lingually as in *H. phelizoni*.

From SA 82 it differs by its larger size and the relatively wider protoconid, which keeps the para- and metaconid lingually separated ; the other peculiarities are similar in both teeth.

Tribotheria, gen. and sp. indet.

1 — SA 55 (fig. 13) (lg = ab. 1.0 ; la = ab. 1.0) is a left trigonid very different from the preceding one by the proportions of the cusps, the paraconid attaining the same size while the metaconid and especially the protoconid are relatively smaller ; the latter is also more compressed ; its lingual face is flat (but not concave) but the para- and metaconid touch each other at their base and both cusps are definitely on the same lingual level ; the metaconid is only slightly inclined lingually. There exists here a strong antero-labial cuspule. The posterior face of the trigonid is wide and diagonally disposed ; there was a distal metacristid. Clearly, it is a taxon different from SA 45.

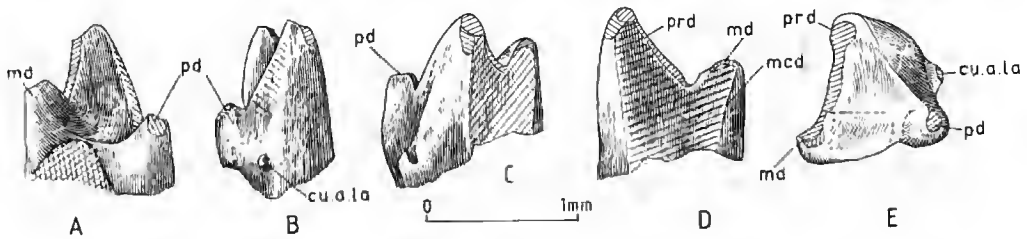


FIG. 13. — Tribotheria gen. and sp. indet., left trigonid SA 55. A, lingual view ; B, anterior view ; C, labial view ; D, posterior view ; E, occlusal view. (Abb. as in fig. 5.)

Tribotheria gen. et sp. indet., trigonide gauche SA 55. A, vue linguale ; B, vue antérieure ; C, vue labiale ; D, vue postérieure ; E, vue occlusale. (Abrév. voir fig. 5.)

Wear has abraded the tip of the paraconid, the summit of the protoconid, overlapping even somewhat labially on this cusp, the labial top of the metaconid as well as the posterior crest of the protoconid. A wear surface may be detectable on the anterior face of the proto- and paraconid, and of course, the posterior face of the protoconid and the labial face of the metaconid are entirely striated.

With respect to *H. phelizoni* SA 54, the protoconid is more compressed, and there is a lingual contact of the para- and metaconid ; added to this is the greater development of the antero-labial cusp. Moreover the distal metacristid seems to have been less oblique on SA 55. On the contrary, by the proportions of the cusps, the shape of the protoconid and its slope towards the rear, by the lingual contact between the para-metaconid and the development of the antero-labial cusp, this trigonid evokes that of SA 74 attributed to ?*Tribotherium africanum*, but the lingual face of the protoconid was there rounded and the posterior face of the two trigonids is very different, with a wider and more transverse metaconid in SA 55. The lack of knowledge concerning tooth variability along the jaw prohibits the attribution of this trigonid with sufficient assurance to one or another of the species recognized above ; but the differences observed between the various specimens permit one to suspect that a diversity of tribosphenic forms existed as early as the Early (earliest ?) Cretaceous.

TABLE 1. — Comparison of the main characters in the lower teeth discussed in this paper.

	SA 54	SA 74	SA 79	SA 76	SA 82	SA 83	SA 45	SA 55
md/pr	post	+ ling	—	post	post	post	+ ling ?	post
pr	lg flat	conv shorter	—	flat shorter	flat shorter	long	long flat	long flat
md	incl	vert	—	incl	slight incl	vert	vert ?	slight incl
pd/md	ling	aligned	—	slight ling	aligned	slight ling	aligned ?	aligned
pd-md meet	not	almost meet	—	not	meet	not	not	meet
a-lab cu	reduce	crest	—	reduced	strong	none	moder	strong
ta	lg	shorter	short ?	shorter	shorter	shorter (hu only)	—	—
basin	incl	less incl	not incl	less incl	less incl	very incl	—	—
hu-hy	far	close ?	close	closer	closer	—	—	—
step on md	step	step	step ?	none	none	—	—	—

a-lab cu, antero-labial cuspule ; hu, hypoconulid ; hy, hypoconid ; md, metaconid ; pd, paraconid ; pr, protoconid ; ta, talonid.

align, aligned ; conv, convex ; incl, inclined ; lg, long ; ling, lingual ; moder, moderate ; post, posterior ; slight, slightly ; vert, vertical.

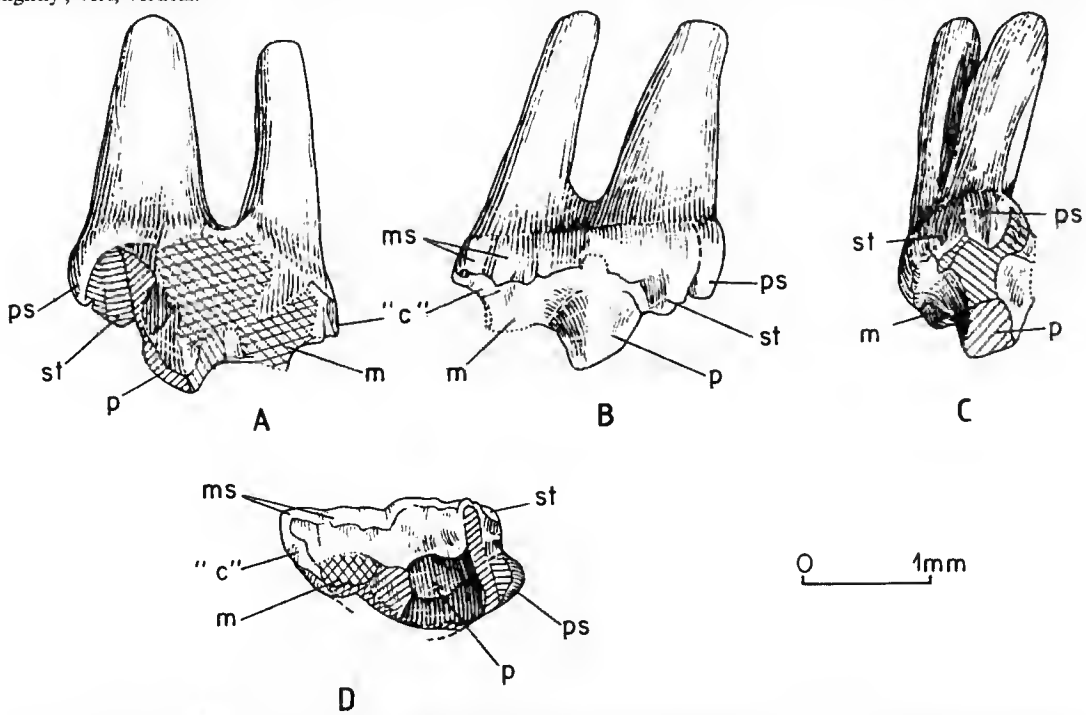


FIG. 14. — Tribotheria gen. and sp. indet., upper left labial fragment SA 4. A, lingual view ; B, labial view ; C, anterior view ; D, occlusal view. (Abbr. as in fig. 1.)

Tribotheria gen. et sp. indét., fragment labial d'une molaire supérieure gauche SA 4. A, vue linguale ; B, vue labiale ; C, vue antérieure ; D, vue occlusale. (Abrév. voir. 1.)

2 — An upper left labial fragment, SA 4 (fig. 14) (lg = 1.97), has suffered extreme wear ; in particular the anterior face of the paracone has been heavily abraded and the lingual face of the stylocone has been deeply hollowed by the protoconid. The tooth was very slightly longer than the other upper specimens studied above, but the details of the cingulum are roughly similar to those of the latter, with a modest but double metastyle, a small cuspule at the base of the paracone and a large stylocone. A small cusp " c " was apparently present. Two unequal labial roots are preserved, the anterior one being longer and slightly higher ; both are flat lingually and the posterior one is also flat labially. An important difference with the previously studied upper teeth lies in the parastyle, which was situated anterior to but at the same level as the paracone and not lingual to it. There also seems to have been less angulation labially between the paracone and metacone ; but this may be due to wear. Finally, the fact that the base of the parastyle joins the base of the paracone by a crest must indicate that a complete anterior cingulum (*sensu* Fox, 1975) was not present, which would suggest a less evolved stage than that of *Tribotherium africanum* ; just tentatively it could be suggested that we have here part of an upper molar of *Hypomylos phelizoni* ?

CONCLUSION

Altogether one finds, in these Early Cretaceous sediments, a varied tribosphenic fauna represented by two taxa for the lower molars and at the very least a third one for the upper molars. A first constatation is that no lower molar with a three-cusped talonid has so far been found ; this would confirm, for the Anoual locality, an older age than that of Texas. Secondly these Moroccan teeth, both uppers and lowers, while mostly exhibiting a very primitive tribosphenic state, seem to share derived characters with the eutherians : the narrow upper labial shelf (in fact narrower here than in most Cretaceous eutherians), the absence of an ectoflexus, the small and more or less labially placed paraconid. The oldest eutherian known so far is the Asiatic Aptian-Albian *Prokennalestes* (Kielan-Jaworowska & Dashzeveg, 1989) ; thus these African discoveries may lead us to reconsider the time and locus of the eutherian individualization. It could even be advocated that the metatherian line, if first represented by *Aegialodon* and *Kielantherium* (Marshall & Kielan-Jaworowska, 1992) and the eutherian line, if first represented by these Early Cretaceous Moroccan forms, could have had an independent origin from very early tribosphenic forms, and from there from the so poorly known " peramurids ".

But on the other hand, it seems to me rather vain and simplistic to try to refer all known tribosphenic teeth to either metatherians or eutherians, while it becomes clearer and clearer that the tribosphenic innovation opened a wide new field of diversification. Thus the labial shelf specialization of the upper molars of *Tribotherium* on the one hand, the non-twinning of hypoconulid and entoconid of the deltatheridiids (Kielan-Jaworowska & Nessov, 1990) on the other hand may simply mean that these two taxa do not represent either early eutherians or metatherians respectively, but that they illustrate two other independant branches of tribosphenic mammals. It is also to be deplored that **attributed opposite teeth** of generic or specific taxa are too often used in discussing the affinities of these taxa without due acknowledgment to their attributed, hence taxonomically uncertain, state.

These considerations clearly illustrate the pressing need for more fossils ; it is indeed more urgent to look for new material (even if it will admittedly raise new questions) than, using an architectural analogy, to try over and over again to put the fairly solid roof of the Late Cretaceous mammals on the unstable foundations of unknown upper Triassic cynodonts, by means of the isolated wall stones that are our few Mesozoic mammals. Pr. KIELAN-JAWOROWSKA (1992) was kind enough to acknowledge my own search of fossils in this domaine, but one should even more strongly render hommage to geologists or non-professional paleontologists like, among others, P. ENSOM, of York, who built an imposing new collection of Purbeckian mammals, or D. DELSATE, from Belgium, who made and acquired a massive collection of Triassic mammals from Saint-Nicolas (France), which he moreover generously donated to the Museum national d'Histoire naturelle of Paris.

Acknowledgments

The author is particularly grateful to Dr P. M. BUTLER and Pr R. C. FOX for having read and commented upon earlier versions of this paper.

REFERENCES

BAKKER, R. T. & K. CARPENTER, 1990. — A new latest Jurassic vertebrate fauna, from the highest levels of the Morrison Formation at Como Bluff, Wyoming. *Hunteria*, **2** (6) : 5-19.

BUTLER, P. M., 1978. — A new interpretation of the mammalian teeth of tribosphenic pattern from the Albian of Texas. *Breviora*, **446** : 1-27

— 1990. — Early trends in the evolution of tribosphenic molars. *Biol. Rev.*, **65** : 529-552.

CROMPTON, A. W., 1971. — The origin of the tribosphenic molar. *In* : Early Mammals, (D. M. KERMACK & K. A. KERMACK eds) : 65-87.

CROMPTON, A. W. & Z. KIELAN-JAWOROWSKA, 1978. — Molar structure and occlusion in Cretaceous Therian mammals. *In* : Studies in the development, function and evolution of teeth (P. M. BUTLER & K. A JOYSEY, eds), Academic Press, London : 249-287.

FOX, R., 1975. — Molar structure and function in the Early Cretaceous mammal *Pappotherium* : evolutionary implications for Mesozoic Theria. *Canad. J. Earth Sci.*, **12** : 412-442.

— 1980. — *Picopsis pattersoni* n. gen. and sp., an unusual therian from the Upper Cretaceous of Alberta, and the classification of primitive tribosphenic mammals. *Canad. J. Earth Sci.*, **17** : 1489-1498.

— 1984. — A primitive " obtuse-angled " symmetrodont (Mammalia) from the Upper Cretaceous of Alberta (Canada). *Canad. J. Earth Sci.*, **21** (10) : 1204-1207.

FREEMAN, E., 1976. — Mammal teeth from the Forest Marble (Middle Jurassic) of Oxforshire, England. *Science*, **194** : 1053-1055.

KIELAN-JAWOROWSKA, Z., 1992. — Interrelationships of Mesozoic mammals. *Hist. Biol.*, **6** : 185-202.

KIELAN-JAWOROWSKA, Z. & D. DASHZEVEG, 1989. — Eutherian mammals from the Early Cretaceous of Mongolia. *Zoologica Scripta*, **18** (2) : 347-355.

KIELAN-JAWOROWSKA, Z. & L. NESSOV, 1990. — On the metatherian nature of the Deltatheroida, a sister-group of the Marsupialia. *Lethaia*, **23** : 1-10.

KREBS, B., 1993 — Das Gebiss von *Crusafontia* (Eupantotheria, Mammalia) — Funde aus der Unter-Kreide von Galve und Una (Spanien). *Berl. geowiss. Abh.*, (E) 9 : 233-252.

MARSHALL, L. G., & Z. KIELAN-JAWOROWSKA, 1992. — Relationships of the dog-like marsupials, deltatheroidans and early tribosphenic mammals. *Lethaia*, **25** : 361-374.

SIGOGNEAU-RUSSELL D., 1983. — A new therian mammal from the Rhaetic locality of Saint-Nicolas-de-Port (France). *Zool. J. Linn. Soc. London*, **78** : 175-186.

— 1991. — Découverte du premier mammifère tribosphénique du Mésozoïque africain. *C. r. Acad. Sci.*, Paris, II, **313** : 1635-1640.

— 1992. — *Hypomylos phelizoni* nov. gen. nov. sp., une étape précoce de l'évolution de la molaire tribosphénique (Crétacé basal du Maroc). *Geobios*, **25** (2) : 389-393.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D., M. MONBARON, & E. DE KAENEL, 1990. — Nouvelles données sur le gisement à mammifères mésozoïques du Haut Atlas marocain. *Geobios*, **23** (4) : 461-483.

Manuscrit reçu le 11 avril 1994.
Manuscrit révisé reçu le 11 juillet 1994.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (1995),
section C, n° 2-4 : 313-328.

La succession des faunes de mammifères miocènes de Pontigné (Maine-et-Loire, France)

par Léonard GINSBURG et Michel BONNEAU

Résumé. — Dans le cadre de l'élaboration d'une échelle biochronologique continentale du Néogène européen, basée sur l'évolution des Mammifères, nous sommes amenés à établir la liste des mammifères provenant des faluns de Touraine et d'Anjou, gisement par gisement. Nous donnons ici celle de Pontigné-les-Buissonneaux qui est l'un des plus riches et présente l'avantage d'éviter des mélanges possibles entre les faunes du falun d'âge miocène moyen et celui d'âge miocène supérieur, les deux niveaux ayant été longtemps confondus. De plus, sous le falun langhien à faune mammalogique d'âge MN5 se trouvent deux niveaux continentaux qui ont livré aussi des restes de mammifères, l'un d'âge MN3 inférieur et l'autre, intermédiaire dans la stratigraphie, d'âge MN3 supérieur (MN3b) à MN4 inférieur (MN4a). Cette étude a aussi permis de montrer que le *Lagopsis* du niveau MN3 inférieur (les Beilleaux, la Brosse) était *L. spiracensis*.

Mots-clés. — Miocène, mammifères, France, biochronologie.

Abstract. — *The succession of mammal faunas from the Miocene of Pontigné (Maine-et-Loire, France).* In order to elaborate an European Neogene Mammals chronology we have established the list of mammals of the Anjou faluns. There are about two dozen localities, displayed along 35 km. In some of them, especially around Savigné-sur-Lathan, fossils from the Upper Miocene falun were for a longtime mixed in the collections with the Middle Miocene ones. So, in order to avoid any confusion and to be more precise, we study here a locality where only the Laghian falun is occurring. This locality is Pontigné-les-Buissonneaux, at the western end of the basin. In this locality, the falun overlies two small continental fossiliferous sandy levels. The upper one yielded mammals remains from the end of MN3 (MN3b) or the beginning of MN4 (MN4a) ; while the lower one yielded mammals of the basis of MN3 (MN3a), equivalent to La Brosse and Les Beilleaux (GINSBURG, 1989). This review of the Pontigné mammals led to consider the *Lagopsis* occurring in the MN3 level of faluns (Les Beilleaux, La Brosse) as *L. spiracensis*.

Keywords. — Miocene, Mammals, France, biochronology.

L. GINSBURG, *Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle et URA 12 du CNRS, 8, rue Buffon F-75005 Paris.*
M. BONNEAU, *Département de Géotechnique, Université de Paris-VI, 4, place Jussieu, F-75005 Paris.*

Dans le contexte de l'établissement d'une échelle biochronologique continentale au Néogène basée sur l'évolution des mammifères (MEIN, 1975, 1989 ; FAHLBUSCH, 1976, 1991 ; DE BRUIJN *et al.*, 1992), nous avons été amenés à établir les listes fauniques des principaux gisements à mammifères des contrées que nous étudions en France. Les faluns de Touraine et d'Anjou revêtent dans ce cadre un intérêt particulier car les restes de mammifères étant déposés dans des terrains marins, des corrélations directes peuvent être établies entre l'échelle

géologique marine et l'échelle continentale. Jusqu'à ce jour, les listes données pour les faluns d'Anjou au nord de la Loire (GINSBURG, 1972, 1989) ne furent que des listes générales, englobant les fossiles provenant de différentes localités (une trentaine). Il apparaît aujourd'hui que des listes gisement par gisement sont préférables. Aussi, dans cet inventaire détaillé des gisements angevins nous commençons par celui de Pontigné, qui est un des plus riches du bassin (fig. 1).

CADRE GÉOLOGIQUE ET PALÉONTOLOGIE

La mer a envahi au Langhien la dépression aujourd'hui occupée par la Loire en aval d'Orléans (dite dépression ligérienne) jusqu'aux environs de Blois et a laissé des dépôts marins riches en coquilles, dits faluns du Blésois, de Touraine et d'Anjou. Ces faluns contiennent aussi de nombreux restes de mammifères, certains marins (GINSBURG & JANVIER, 1971), d'autres, beaucoup plus nombreux, continentaux (GINSBURG, 1989*a*). En Touraine au sud de la Loire, les mammifères trouvés dans le falun langhien sont tous de cet âge (MAYET & LECOINTRE, 1909). Au nord de la Loire, dans le bassin de Baugé-Savigné, la mer a transgressé sur des sables continentaux dont elle a remanié les couches supérieures riches en restes de vertébrés terrestres d'âge MN3a et MN3b-MN4a. Il y a ainsi un mélange dans la faune retrouvée dans le falun langhien. L'incursion marine langhienne a été brève, mais la mer est revenue au début du Miocène supérieur déposant des faluns (d'âge serravalien terminal) dans la région de Doué-la-Fontaine (GINSBURG *et al.*, 1979) et le bassin de Noyant-sous-le-Lude/Savigné-sur-Lathan (GINSBURG, 1990).

Depuis une trentaine d'années, de nombreux chercheurs (amateurs et professionnels) ont récolté des mammifères dans les faluns mais n'ont pas toujours noté avec un soin suffisant l'exact niveau de leurs découvertes dans chaque carrière. Aussi on a pu attribuer au Langhien des formes plus récentes. C'est le cas de *Conohyus simorrensis*, que l'un d'entre nous (L. G.) crut être présent au Langhien (GINSBURG, 1977) mais qui n'apparaît que plus tard et est, dans les faluns ligériens, cantonné au niveau supérieur du Serravalien terminal. Aussi, pour établir des listes plus exactes des mammifères du Langhien d'Anjou, nous étudierons ici une localité où il n'y a pas de dépôt serravalien. Par chance, c'est une des localités les plus riches du bassin. Il s'agit du gisement de Pontigné-les-Buissonneaux (fig. 2). Sur le territoire de la même commune se trouvent aussi deux carrières de falun, que nous étudierons succinctement.

CARRIÈRE DE PONTIGNÉ-LES-BUISSONNEAUX

Pontigné se trouve à l'extrémité occidentale du bassin falunien du nord de la Loire. La carrière des Buissonneaux est située à 400 m à l'est du village ; on y accède par un chemin de terre donnant sur la D 141 (en direction de Chavaignes). La partie SE de la carrière, où affleurait la succession complète, a été comblée en 1970 (fig. 3). Reposant directement sur des argiles verdâtres associées aux « calcaires lacustres de l'Anjou » attribués au Bartonien, nous trouvons successivement, de bas en haut :

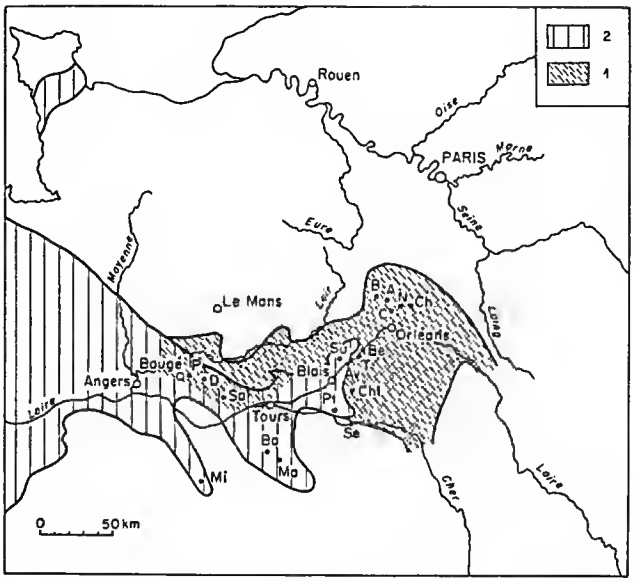


FIG. 1. — Formations marines et continentales du Miocène du bassin de la Loire : 1) sables continentaux ; 2) falun marin langhien.

Marine and continental Formations from the Miocene of the Loire basin : 1) continental sands ; 2) langhian marine falun.

A : Artenay ; Av : Avaray ; B : Baigneaux-en-Beauce ; Be : Beaugency ; Bo : Bossée ; C : Chevilly ; Ch : Chilleurs-aux-Bois ; Cht : Chitenay ; D : Dénezé-sous-le-Lude ; Ma : Manthelan ; Mi : Mirebeau ; N : Neuville-aux-Bois ; P : Pontigné ; Pt : Pontlevoy-Thenay ; Sa : Savigné-sur-Lathan ; Se : Selles-sur-Cher ; Su : Suèvres ; T : Tavers.

1 — Des sables gris, relativement grossiers, sans stratification visible, avec quelques pélites jaunes. Ces sables sont identiques à ceux de la Brosse et des Beilleaux. Ils nous ont livré la faune suivante :

Lagopsis spiracensis (Baudelot et Crouzel, 1974)
Prolagus vasconiensis Viret, 1930
Steneofiber depereti janvieri Ginsburg, 1988
Amphicyon bohemicus (Schlosser, 1899)
Pseudocyon sansaniensis Lartet, 1851
Ictiocyon socialis (Schlosser, 1904)
Haplocyonoides mordax Hurzeler, 1940
Protaceratherium minutum (Cuvier, 1822)
Diaceratherium aurelianensis (Nouel, 1866)
Xenohyus venitor Ginsburg, 1980
Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin, 1900)
Brachyodus intermedius Mayet, 1908
Cainotherium lintillae (Baudelot et Crouzel, 1974)
Andegameryx andegaviensis Ginsburg, 1971 (dont l'holotype)
Lagomeryx praestans Stehlin, 1937
Oriomeryx willii Ginsburg, 1985

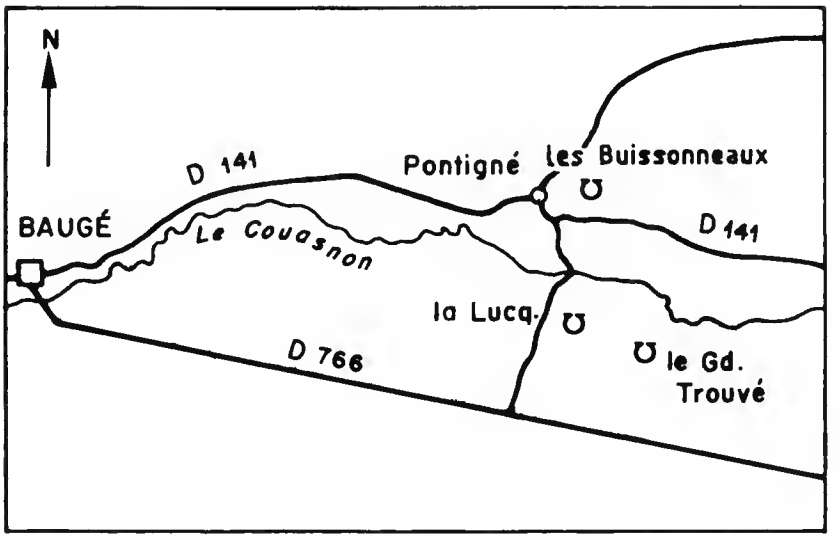


FIG. 2. — Carte des environs de Pontigné. *Map of the surroundings of Pontigné.*
la Lucq : la Lucquetière ; le Gd Trouvé : le Grand Trouvé. D 766 : route départementale de Baugé à Château-la-Vallière (*road from Baugé to Château-la-Vallière).*

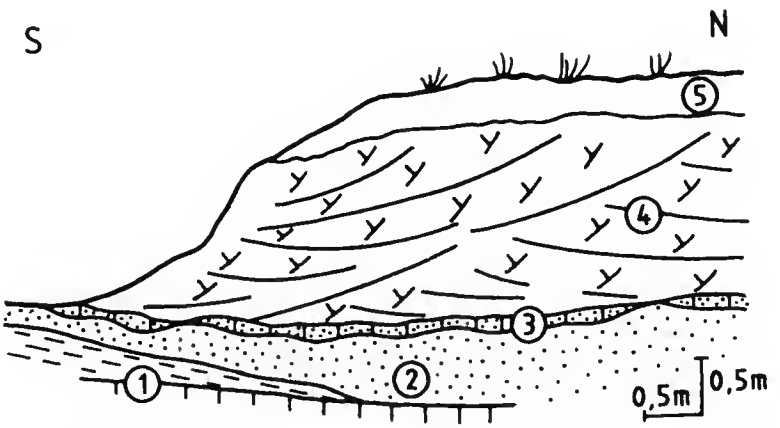


FIG. 3. — Coupe de la carrière de Pontigné-les-Buissonneaux en 1986.
1) Calcaires et marnes du Bartonien. 2) Sables continentaux gris, MN3a à la base, MN3b au sommet. 3) Sables calcareux indurés (MN3b-MN4a ?). 4) Falun marin langhien. 5) Terre arable.

Section of the quarry of Pontigné-les-Buissonneaux in 1986.
1) *Limestone and clays of the Bartonian.* 2) *Grey continental sands, dated as MN3a at the base, MN3b at the top.* 3) *Hardened limy sands (MN3b-MN4a ?).* 4) *Langhian marine falun.* 5) *Arable soil.*

Ajoutons que le spécimen type d'*Andegameryx andegaviensis* (une hémimandibule gauche avec P_4-M_3 trouvée par M. BONNEAU) provient de ce niveau. Cette faune est, à quelques présences et absences près, la même que celle des sables continentaux de la Brosse et des Beilleaux. Au premier abord, le *Lagopsis* est différent. En effet, COLLIER & HUIN (1979) ont signalé *L. peñai* aux Beilleaux par assimilation à l'espèce décrite et figurée par ROMAN & VIRET (1930, 1934) à Estrepouy sous le nom de *L. cadeoti* nov. sp., puis attribuée à *L. peñai* par JANVIER (1971). COLLIER et HUIN n'ont pas figuré leur matériel, mais écrivent que les trois P_3 des Beilleaux à leur disposition présentent « toutes les trois un lobe médial sans repli accessoire et de forme elliptique ». Nous pensons qu'ils n'ont eu pour comparer que les figures données par ROMAN & VIRET (*op. cit.*). Mais sur la forme d'Estrepouy, le lobe médial (antéroconide) est nettement marqué par des replis accessoires, quoique faibles, alors qu'il ne l'est ni chez le *L. spiracensis* type d'Espira-du-Conflent (BAUDELOT & CROUZEL, 1974), ni sur la forme de la Brosse, ni sur celle de Pontigné-les-Buissonneaux, ni sur celle, d'après COLLIER & HUIN, des Beilleaux. Nous estimons donc que la forme des sables continentaux du synclinal d'Esvres retrouvée à Pontigné, la Brosse et les Beilleaux est différente de celle d'Estrepouy et doit se rapporter à *Lagopsis spiracensis*. Ces sables gris, par l'ensemble de leur faune, appartiennent à l'horizon le plus bas de la MN3.

2 — Au-dessus de ces sables se trouve un petit niveau discontinu d'environ 30 cm d'épaisseur de sable calcareux durci, blanc, contenant des petits galets de calcaire massif blanc ou jaune. Le calcaire blanc encroûte souvent les fossiles. La surface supérieure, très durcie, est souvent tapissée de colonies de Bryozoaires appartenant à l'unité supérieure. Les derniers décimètres des sables gris précédents et nos sables calcareux durcis nous ont livré la faune suivante :

Amphicyon bohemicus (Schlosser,1899)
Cynelos helbingi welcommi nov. ssp.
Pseudaelurus lorteti Gaillard, 1899
Zygolophodon turicensis (Schinz, 1824)
Plesiaceratherium cf. *platyodon* (Mermier, 1895)
Diaceratherium aurelianensis (Nouel, 1866)
Brachyodus onoideus (Gervais, 1869)

et, sans doute remaniés du niveau précédent, *Steneofiber depereti janvieri* et *Lagomeryx praestans*. L'association de *Plesiaceratherium platyodon, Brachyodus onoideus* et de Proboscidiens indique un âge MN3 supérieur à MN4 inférieur (BULOT & GINSBURG, 1993).

3 — Falun blond à roux, de type savignéen, très riche en coquilles marines et bryozoaires, 3 à 4 m d'épaisseur. Il contient des restes de mammifères dont on peut faire trois lots :

a) les fossiles remaniés arrachés aux sables inférieurs gris :

Steneofiber depereti janvieri Ginsburg, 1988
Cynelos helbingi welcommi nov. ssp.
Ictiocyon socialis (Schlosser, 1904)
Haplocyonoides mordax Hurzeler, 1940
Hemicyon hareni Ginsburg, 1989
Plithocyon bruneti Ginsburg, 1980

Phoberocyon dehmi (Ginsburg, 1955)
Ursavus elmensis Stehlin, 1917
Amphictis aff. *antiquus* Pomel, 1853
Plesiogale angustifrons Pomel, 1847
Stromeriella franconica Dehm, 1950
Paratapirus intermedius (Filhol, 1885)
Brachyodus intermedius Mayet, 1908
Xenohyus venitor Ginsburg, 1980
Andegameryx andegaviensis Ginsburg, 1971
Lagomeryx praestans Stehlin, 1937
Oriomeryx willii Ginsburg, 1985
Procervulus dichotomus praelucidus Obergfell, 1956

b) les fossiles remaniés de l'horizon moyen (la partie supérieure des sables gris et les sables calcareux) d'âge MN3b-MN4a :

Steneofiber depereti depereti Mayet, 1908
Trochictis artenensis (Ginsburg, 1968)
Brachyodus onoideus (Gervais, 1869)

Un lot flottant correspond à des fossiles remaniés, mais pouvant provenir de l'un ou l'autre des deux niveaux précédents, à savoir :

Cainotherium lintillae (Baudelot et Crouzel, 1974)
Plesiaceratherium platyodon (Mermier, 1895)
Protaceratherium minimum (Cuvier, 1822)
Diaceratherium aurelianensis (Nouel, 1866)

c) les formes contemporaines du dépôt falunien :

Proscapanus cf. *sansaniensis* (Lartet, 1851)
Pliopithecus piveteaui Hurzeler, 1954
? *Prolagus oeningensis* (Koenig, 1925)
Steneofiber depereti carnutense Ginsburg, 1971
Anchitheriomys wiedemanni (Roger, 1885)
Megamphicyon giganteus (Schinz, 1825)
Amphicyon bohemicus (Schlosser, 1899)
Pseudocyon sansaniensis Lartet, 1851
Pseudaretos bavaricus pontignensis Ginsburg, 1992
Hemicyon sansaniensis parvus Antunes et Ginsburg (*sous presse*)
Ursavus brevirhinus (Hofmann, 1887)
Viretius goeriachensis (Toula, 1884)
Martes cf. *sansaniensis* (Lartet, 1851)
Potamotherium miocenicum (Peters, 1868)
Phocanella couffoni (Friant, 1947)
Pseudaelurus turnauensis (Hoernes, 1882)
Pseudaelurus lorteti Gaillard, 1899
Zygolophodon turicensis (Schinz, 1824)
Gomphotherium subtapiroides (Schlesinger, 1917)
cf. *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817)
Deinotherium bavaricum H. v. Meyer, 1831
Metaxytherium medium (Desmarest, 1822)
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1825)
Plesiaceratherium lumiarense Antunes et Ginsburg, 1983

Prosantorhinus douvillei (Osborn, 1900)
Lartetotherium sansaniensis (Lartet, 1851)
Chalicotherium grande (Blainville, 1849)
Taucanamo sansaniensis (Lartet, 1851)
Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin, 1900)
Hyotherium soemmeringi H. v. Meyer, 1834
Bunolistriodon lockharti (Pomel, 1848)
Dorcatherium peneckei Pomel, 1848
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Amphimoschus pontileviensis Bourgeois, 1873
Palaeomeryx lathanensis Ginsburg, 1985
Procervulus dichotomus dichotomus (Gervais, 1859)
Dicrocerus elegans parviceros Ginsburg, 1967
Schizodelphis sulcatus (Gervais, 1857)
Nannolithax cf. *gracilis* Kellogg, 1937

Cette faune est d'âge MN5.

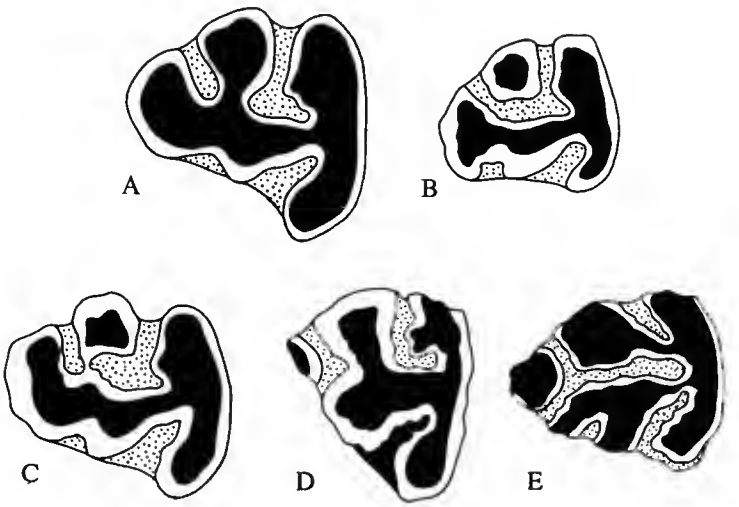


FIG. 4. — Lagomorphes de Pontigné-les-Buissonneaux. *Lagomorphs from Pontigné-les-Buissonneaux*

Lagopsis spiracensis : A, P_3d Fs 6384 ; B, P_3g Fs 6385 ; C, P_3d Fs 6386. *Prolagus vasconiensis* : D, P_3d Fs 6389. *Prolagus oeningensis* : E, P_3d Fs 2063.

A, B, C, D proviennent des sables continentaux inférieurs, E provient probablement du falun du même gisement (× 20).

A, B, C, D *from the lower continental sands*, E *probably from the falun of the same locality (× 2).*

CARRIÈRE DE LA LUCQUETIÈRE

A 1,2 km au SSE du village, à la Lucquetière, un petit affleurement de falun nous a livré quelques dents d'*Aureliachoerus aurelianensis* (Stehlin, 1900) et, remanié, l'holotype de *Plithocyon bruneti* Ginsburg, 1980.

CARRIÈRE DU GRAND-TROUVÉ

A 2 km au sud du village, la carrière du Grand-Trouvé montre plusieurs mètres de falun roux savignéen surmontés par environ 2 m de falun blanc à *Arca turonica*, d'âge miocène supérieur. Le falun langhien a livré des fossiles pouvant se rapporter à trois niveaux ; d'une part des fossiles remaniés identiques à ceux des Buissonneaux :

Cynelos cf. *helbingi* (Dehm, 1950)
Phoberocyon dehmi (Ginsburg, 1955)
Paratapirus intermedius (Filhol, 1885)
Protaceratherium minutum (Cuvier, 1822)
Plesiaceratherium platyodon (Mermier, 1895)
Brachyodus onoideus (Gervais, 1869)
Cainotherium lintillae Baudelot et Crouzel, 1974
Andegameryx andegaviensis Ginsburg, 1971
Oriomeryx willii Ginsburg, 1985

un deuxième lot, remanié manifestement de MN3b-MN4a :

Palaeomeryx kaupi H. v. Meyer, 1834

et enfin une faune typiquement langhienne, d'une part la même qu'aux Buissonneaux :

Anchitheriomys windemanni (Roger, 1885)
Pseudaelurus turnauensis (Hoernes, 1882)
Pseudaelurus lorteti Gaillard, 1899
Prosantorhinus douvillei (Orsborn, 1900)
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1825)
Chalicotherium grande (Blainville, 1849)
Deinotherium bavaricum H. v. Meyer, 1831
Metaxytherium medium (Desmarest, 1822)
Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin, 1899)
Hyotherium soemmeringi H. v. Meyer, 1834
Dorcatherium peneckei Hofmann, 1892
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Amphimoschus pontileviensis Bourgeois, 1873
Palaeomeryx lathanensis Ginsburg, 1975
Dicroceros elegans parviceros Ginsburg, 1967
Schizodelphis sulcatus (Gervais, 1857)

mais aussi, complétant la faune langhienne des Buissonneaux :

Euroxenomys minutum sansaniense (Lartet, 1851)
Agnotherium grivensis (Viret, 1929)
Pseudaelurus cf. *romieviensis* Roman et Viret, 1934
Dorcatherium guntianum H. v. Meyer, 1847
(?) *Lagomeryx minimus* (Toula, 1884)
Eotragus sansaniensis (Lartet, 1851)
Hadrodelphis poseidon Ginsburg et Janvier, 1971

Au-dessus, le falun blanc miocène supérieur nous a livré seulement deux dents attribuables à *Protragocerus chantrei* Depéret, 1887.

IMPLICATIONS STRATIGRAPHIQUES

La mise au point de la liste des mammifères trouvés en place dans les sables inférieurs continentaux de la carrière des Buissonneaux à Pontigné nous incite à préciser la position stratigraphique de cette faune par rapport aux autres faunes d'âge similaire ou voisin : Chitenay (GINSBURG, 1990*b*), Chilleurs-aux-Bois (GINSBURG, *ibid.*), Navère, Marsolan, Saint-Vincent-de-Lamonjoie (BULOT & GINSBURG, 1993), Espira-du-Conflent (BAUDELOT & CROUZEL, 1974), Estrepouy (GINSBURG, 1974 ; HUGUENEY & RINGEADE, 1990), Wintershof-West (DEHM, 1950 ; DE BRUIJN *et al.*, 1992).

LA FAUNE DES SABLES CONTINENTAUX SOUS-JACENTS AUX FALUNS D'ANJOU

Il convient d'abord d'établir une liste complète des mammifères des sables inférieurs continentaux sous-jacents aux faluns d'Anjou. Ces sables ont livré une faune en place à Pontigné-les-Buissonneaux, mais aussi à la Brosse (GINSBURG, 1990*b*) et aux Beilleaux (GINSBURG, 1989, 1990*b*). Les sables continentaux sous-jacents aux faluns affleurent rarement, le plus souvent à la faveur d'un été exceptionnellement sec, où la nappe phréatique descend plus bas que la base des faluns. L'an dernier, un nouvel affleurement est apparu dans la carrière dite « la Termelière » à Channay-sur-Lathan, où l'un de nos correspondants, M. Bruno GUÉVEL, a récolté, dans la moitié supérieure des sables continentaux :

Prolagus vasconiensis Viret, 1930
Lagopsis spiracensis (Baudelot et Crouzel, 1974)
Eucricetodon infralactorensis (Viret, 1930)
Melissiodon dominans Dehm, 1950
Palaeosciurus fissurae (Dehm, 1950)
Heteroxerus vireti Black, 1965
Cynelos helbingi welcommi nov. ssp.
Cephalogale sp.
Diaceratherium aurelianensis (Nouel, 1866)
Protaceratherium minutum (Cuvier, 1822)
Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin, 1900)
Cainotherium lintillae (Baudelot et Crouzel, 1974)
Andegameryx andegaviensis Ginsburg, 1971
Lagomeryx praestans Stehlin, 1937
Procervulus dichotomus praelucidus Obergfell, 1957

Tous ces fossiles sont bien d'âge MN 3a. Ils devaient provenir d'une même nappe d'épandage, limitée dans l'espace et le temps, car après des récoltes assez riches, rien, brusquement, n'a plus été trouvé.

Des formes provenant du même horizon, non en place mais remaniées dans le falun marin

sus-jacent, ont été trouvées depuis. Certaines ont déjà été publiées (GINSBURG, 1972, 1990*b*). Parmi les plus imprévues et inédites, se trouve un *Cephalogale*, représenté par deux P^4 de même taille et même morphologie, provenant de deux carrières différentes de Savigné-sur-Lathan, et par une M^2 typique provenant de Noyant-sous-le-Lude.

D. HARÈNE nous a récemment amené, provenant des sables inférieurs continentaux des Beilleaux, un lot d'ossements que nous avons pu déterminer ainsi :

Plesiaceratherium cf. *platyodon* (Mermier, 1895)
Diaceratherium aurelianensis (Nouel, 1866)
Brachyodus intermedius Mayet, 1908
Xenohyus venitor Ginsburg, 1980
Procervulus dichotomus (Gervais, 1859) ssp. indet.
Lagomeryx praestans Stehlin, 1937

Dans cette liste, *Plesiaceratherium* est un élément nouveau pour les sables des Beilleaux. Ce Rhinocerotidae est représenté par un semi-lunaire complet, la moitié distale d'un McII, la moitié distale d'un McIV et un MtII privé seulement de son extrémité distale. Ces restes sont difficiles à déterminer, par manque principalement de matériel de comparaison de *Plesiaceratherium*. Nous avons cependant pu les comparer directement à du matériel inédit de *Plesiaceratherium* retrouvé ces dernières années à Pellecahus et attribué à *Plesiaceratherium lumiarense* Antunes et Ginsburg, 1983, au matériel publié de la même espèce de Bézian (GINSBURG & BULOT, 1984) et aux moulages des pièces-types de l'espèce-type du genre : *Plesiaceratherium gracile* YOUNG 1937, de Shanwang (Chine). La morphologie détaillée du semi-lunaire ainsi que les proportions élancées des métapodes en font sans conteste un *Plesiaceratherium*. La taille, plus petite que celle des formes de Pellecahus et de Bézian, s'accorde bien à ce qu'on pouvait attendre pour la forme plus primitive de l'Orléanien inférieur : *Plesiaceratherium platyodon*.

Par ailleurs, certaines formes déjà citées méritent un réajustement taxonomique. Une M_1 de *Broiliana nobilis* a été retrouvée et décrite aux Beilleaux (GINSBURG *et al.* 1981). Une autre espèce, *Broiliana dehmi* a été créée par BEAUMONT et MEIN (1973) sur une M_1 et une M_2 trouvées à Serre-de-Vergès dans les Pyrénées-Orientales. Les deux espèces sont très voisines et l'un d'entre nous (L. G.) a déjà proposé de les réunir en une seule espèce, ne retenant à la forme des Pyrénées que la valeur de sous-espèce particulière. Les mensurations des dents montrent que le forme angevine est intermédiaire entre les deux autres formes, mais peut se rattacher plus aisément à *Broiliana dehmi*. En effet, la M_1 des Beilleaux a 6,7 mm de long, celle de Serre-de-Vergès 6,4, tandis qu'à Wintershof-West, 9 M_1 mesurent de 6,9 à 7,6 mm, avec une moyenne de 7,2 mm. La M_1 des Beilleaux n'entre pas dans l'ellipse des variations de la population de Wintershof-West, tandis que sa différence de taille avec *Broiliana dehmi* est du même ordre que la plupart des spécimens de Wintershof-West entre eux. Notre forme des Beilleaux portera donc le nom de *Broiliana nobilis dehmi*.

Un *Cynelos* de grande taille a été retrouvé aux Beilleaux, signalé d'abord sous le nom de *Cynelos helbingi* (GINSBURG *et al.*, 1981) puis sous celui de *Cynelos lemanensis* var. (GINSBURG, 1989). Les considérations sur la taille et les proportions des différentes dents (P_4, M_1, M_2) entre elles ne permettent pas de trancher vraiment entre les deux espèces. Nous avons revu le matériel. Les tailles indiquent seulement que la forme d'Anjou est légèrement plus petite tant de *Cynelos lemanensis* que de *Cynelos helbingi*. La morphologie semble aujourd'hui pouvoir

donner des indications plus précises. Sur la M_1 du *Cynelos lemanensis* de Saint-Gérand-le-Puy, le talonide montre soit un sillon talonidien médian, bordant une région entoconidienne large et peu accidentée, soit un sillon talonidien plus rejeté lingualement, bordant un entoconide fort. Sur le *Cynelos helbingi* de Wintershof-West, le sillon talonidien est toujours en position plutôt linguale et l'entoconide est très faible. Sur les trois M_1 des Beilleaux, ainsi que sur les M_1 retrouvées remaniées dans le falun, le sillon talonidien est déporté lingualement et l'entoconide est faible, voire inexistant. Les affinités vont donc avec *Cynelos helbingi*, dont nos M_1 partagent aussi mieux les proportions. Pour marquer à la fois ces affinités et ces particularités, nous nommerons la forme des Beilleaux *Cynelos helbingi welcommi* nov. ssp. avec la diagnose suivante : « *Cynelos helbingi* légèrement plus petit que la forme type de Wintershof-West ». Le type sera la plus belle hémimandibule trouvée par D. Harène aux Beilleaux et donnée au Muséum où elle porte le numéro Fs 5864. Elle est figurée *in* Ginsburg, 1989 : 107, fig. 5. Elle est dédiée à M. Jean-Loup Welcomme, paléontologue brillant qui nous a beaucoup aidés dans nos recherches sur les faluns. Dans cette même sous-espèce peuvent entrer la P^4 des Beilleaux signalée (Ginsburg *et al.*, 1981) sous la dénomination de *?Cynelo schlosseri*, et celle, toujours des Beilleaux, désignée (Ginsburg, 1989) comme *Cynelos* aff. *rugosidens*.

La révision des Carnivores et des Ruminants a amené en revanche à englober diverses formes considérées jusque-là comme taxonomiquement différentes. On aura ainsi :

Phoberocyon dehmi Ginsburg, 1955 (= *Phoberocyon hurzeleri* Ginsburg, 1955)
Cainotherium lintillae Baudelot et Crouzel, 1974 (= *Cainotherium laticurvatum ligericum* Ginsburg *et al.*, 1985).

Finalement la liste des sables inférieurs continentaux du synclinal d'Esvres vus en place aux Beilleaux, à la Brosse, la Termelière et à Pontigné-les-Buissonneaux est actuellement la suivante :

Lagopsis spiracensis (Baudelot et Crouzel, 1974)
Prolagus vasconiensis Viret, 1930
Amphilagus ulmensis Tobien, 1974
Melissiodon dominans Dehm, 1950
Eucricetodon infralactorensis (Viret, 1930)
Eucricetodon quadratus (Viret, 1930)
Ligerimys antiquus Fahlbusch, 1970
Eomys cf. *rhodanicus* Hugueney et Mein, 1968
Peridyromys occitanus Baudelot et de Bonis, 1966
Myomimus cf. *aquatilis* de Bruijn, 1974
Paraglis sp.
Heteroxerus vireti Black, 1965
Palaeosciurus fissurae (Dehm, 1950)
Steneofiber depereti janvieri Ginsburg, 1988
Megamphicyon giganteus (Schinz, 1825)
Cynelos helbingi welcommi ssp. nov.
Ictiocyon socialis (Crusafont, Villalta et Truyols, 1955)
Haplocyonoides mordax Hurzeler, 1940
Hemicyon hareni Ginsburg, 1989
Plithocyon bruneti Ginsburg, 1980
Phoberocyon dehmi Ginsburg, 1955
Cephalogale sp.
Ursavus elmensis Stehlin, 1917

Amphicitis aff. *antiquus* Pomel, 1853
Palaeogale hyaenoides Dehm, 1950
Broiliana nobilis dehmi de Beaumont et Mein, 1973
Stromeriella franconica confluensis Baudelot et Crouzel, 1974
Martes laevidens Dehm, 1950
Dehmictis vorax (Dehm, 1950)
Semigenetta elegans Dehm, 1950
Pseudaelurus turnauensis (Hoernes, 1882)
Paratapirus intermedius (Filhol, 1885)
Protaceratherium minutum (Cuvier, 1822)
Plesiaceratherium cf. *platyodon* (Mermier, 1895)
Diaceratherium aurelianense (Nouel, 1866)
Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin, 1900)
Xenohyus venitor Ginsburg, 1980
Brachyodus intermedius Mayet, 1908
Cainotherium lintillae Baudelot et Crouzel, 1974
Andegameryx andegaviensis Ginsburg, 1971
Pomelomeryx boulangeri (Pomel, 1853)
Lagomeryx praestans Stehlin, 1937
Procervulus dichotomus praelucidus Obergfell, 1957
Oriomeryx willii Ginsburg, 1985

La faune d'Espira-du-Conflent

A Espira-du-Conflent près de Prades (Pyrénées-Orientales), un petit bassin sédimentaire a livré à Baudelot & Crouzel (1974) une petite faune d'âge voisin de celle d'Estrepouy. Dans la liste donnée par ces auteurs, à côté d'espèces d'âge conforme à celui d'Estrepouy (*Prolagus vasconiensis, Lagopsis peñai, Steneofiber depereti caliodorensis*) est cité un *Dorcatherium*, ce qui est parfaitement incompatible. L. Ginsburg a revu la pièce attribuée à *Dorcatherium*, une mandibule avec D_2-M_1. La M_1 parfaitement bien conservée, vierge encore et non encore complètement sortie de son alvéole ne peut absolument pas appartenir à un *Dorcatherium*, mais convient parfaitement à *Andegameryx*. Le métaconide et l'entoconide bien arrondis et bombés du côté lingual, l'absence totale de métastylide et de pli palaeomeryx, la présence du pli caprin et, accessoirement, d'un petit ectostylide sont les caractéristiques des molaires du genre *Andegameryx*, tant par rapport à *Dorcatherium* qu'à *Dremotherium* ou *Amphitragulus*. La taille de la M_1 d'Espira-du-Conflent, ainsi que celle des trois prémolaires lactéales conservées, concorde avec les mesures correspondantes de l'*Andegameryx laugnacensis* du Laugnac décrit par Ginsburg & Morales (1989). A côté, Baudelot & Crouzel ont déterminé comme *Amphitragulus aurelianensis* un maxillaire avec M^1-M^3, une hémimandibule avec M_1-M_3, une M_1 et une P_4 isolées, tout en reconnaissant que leur taille était un peu supérieure à celle du matériel décrit par Mayet (1908), donc provenant d'Artenay, la localité type de l'espèce. En fait, les mesures de toutes les pièces citées d'Espira-du-Conflent conviennent parfaitement avec celles d'*Andegameryx laugnacensis*, sauf la M^3 qui semble un peu plus grande à Espira-du-Conflent. Mais la mesure de la longueur de cette dent était problématique (les auteurs mettent un point d'interrogation à la suite du chiffre donné) ; il est possible que la pièce ne soit pas en parfait état et que la mesure de la largeur soit ainsi quelque peu imprécise. On peut s'étonner que Baudelot & Crouzel n'aient pas vu les différences existant entre les dents d'*Amphitragulus* et celles d'*Andegameryx*, mais lorsqu'ils ont décrit le matériel d'Espira-du-Conflent la

seule pièce alors connue d'*Andegameryx* était la mandibule type d'*Andegameryx andegaviensis* GINSBURG, 1971 qui est une forme de bien plus petite taille que *Andegameryx laugnacensis*, décrite plus tard, en 1989.

Par ailleurs, BAUDELOT & CROUZEL attribuent une P_2 isolée à *Lagomeryx meyeri*. Jusqu'à plus ample informé, cette espèce apparaît plus tardivement et la détermination de cette dent, toujours très rare dans les gisements, n'ayant été faite que sur des considérations de dimensions, nous contesterons aussi cette attribution. Il paraît plus simple de rapprocher cette pièce de *Pomelomeryx boulangeri*, forme citée communément dans les gisements de l'Agénien supérieur et se prolongeant dans la base de l'Orléanien.

Pour les rongeurs, BAUDELOT & CROUZEL déterminent des restes de Castoridés comme *Steneofiber depereti caliodorensis* tout en soulignant que leur matériel est plus petit que les matériaux types de *caliodorensis* (provenant de Chilleurs), ce qui devrait lui conférer un âge un peu plus ancien. Cela est exact et le Castoridé d'Espira-du-Conflent entre exactement dans les limites de mensurations du *Steneofiber depereti janvieri*, créé depuis (GINSBURG, 1988) sur des matériaux de la Brosse.

Pour le reste de la faune, BEAUMONT (1976) a remis en cause la détermination du petit carnivore désigné comme *Broiliana nobilis confluensis* nov. ssp. par BAUDELOT & CROUZEL. Il le rapproche de *Stromeriella franconica* Dehm (1950) mais lui reconnaît des caractères plus primitifs. Bien qu'il ne l'écrive pas expressément, on peut voir par là qu'il reconnaît la validité de la sous-espèce.

Enfin, BUCHER (1982) a révisé les Lagomorphes. A la suite des considérations précédentes, nous pensons pouvoir donner pour Espira-du-Conflent la liste faunique suivante :

Lagopsis spiracensis (Baudelot et Crouzel, 1974)
Prolagus vasconiensis Viret, 1930
Amphilagus cf. *ulmensis* Tobien, 1974
Palaeosciurus cf. *fissurae* Dehm, 1950
Steneofiber depereti janvieri Ginsburg, 1988
Amphicyonidae indet. cf. *Megamphicyon giganteus* (Schinz, 1825)
Stromeriella franconica confluensis (Baudelot et Crouzel, 1974)
Cainotherium lintillae (Baudelot et Crouzel, 1974)
Andegameryx laugnacensis Ginsburg et Morales, 1989
? *Pomelomeryx boulangeri* (Pomel, 1853)

CORRÉLATIONS DES FAUNES

De tous les gisements de la MN3, les sables des Beilleaux (et des gisements équivalents d'Anjou) sont les plus anciens. Ils renferment des formes héritées de l'Agénien et qui ne monteront pas plus haut, à savoir *Peridyromys murinus*, connu à Laugnac (MN2b), *Paratapirus intermedius*, défini à Selles-sur-Cher (MN2b), *Cephalogale*, genre connu depuis les phosphorites du Quercy, *Haplocyonoides mordax*, connu dans l'Aquitanien de Hessler (bassin de Mayence) et sans doute à Laugnac, *Xenohyus venitor* et *Andegameryx andegaviensis*, retrouvés à Loranca del Campo et Valquemado (province de Cuenca, Espagne) dans des niveaux plus anciens que les Beilleaux (MORALES *et al.*, 1986 ; GINSBURG *et al.*, 1987). Il contient aussi *Lagopsis spiracensis*, qui sera remplacé dans les niveaux plus élevés par des espèces plus évoluées, ainsi que *Cynelos helbingi welcommi*, *Broiliana nobilis dehmi* et *Stromeriella franconica confluensis*, remplacées aussi plus haut par des sous-espèces plus progressives.

La faune d'Espira-du-Conflent apparaît de même âge que celles des sables des Beilleaux : le *Lagopsis* est le même (*L. spiracensis*), la sous-espèce de *Stromeriella franconica* est la même et il y a aussi un *Andegameryx*. L'espèce n'est pas la même, mais les deux sont contemporaines. *Andegameryx laugnacensis* a été défini à Laugnac, tandis que *Andegameryx andegaviensis* est connu dans la région toulousaine à Grépiac (NM2a, DURANTHON, 1990 et communication orale) et en Espagne à Loranca, gisement estimé comme d'un âge intermédiaire entre Laugnac et les Beilleaux, et plus bas encore à Valquemado, d'âge intermédiaire entre Saint-Gérand-le-Puy (MN2a) et Laugnac (MN2b). Les deux espèces, jamais retrouvées dans un même gisement, doivent sans doute s'exclure écologiquement, mais coexistent dans le temps. Elles doivent disparaître pour une même raison, sans doute par la concurrence de quelque(s) nouvel(aux) arrivant(s). En tout cas, les Beilleaux est un des gisements les plus récents à *A. andegaviensis* et Espira-du-Conflent le gisement le plus récent à *A. laugnacensis*.

Plus récente que les faunes des Beilleaux, la Brosse, les Buissonneaux, Chitenay et Espira-du-Conflent apparaît la faune d'Estrepouy, où le *Lagopsis cadeoti* remplace *Lagopsis spiracensis*. Estrepouy est aussi le dernier gisement à *Andegameryx*. En effet, les spécimens de cette localité déterminés comme *Amphitragulus aurelianensis* par ROMAN & VIRET (1930, 1934) doivent être rapportés à *Andegameryx andegaviensis*.

Plus haut encore, *Lagopsis cadeoti*, *Steneofiber depereti janvieri* et *Brachyodus intermedius* sont remplacés par des formes plus évoluées : *Lagopsis peñai*, *Steneofiber depereti caliodorensis* et *Brachyodus onoideus*. En même temps apparaissent les premiers Proboscidiens (BULOT & GINSBURG, 1993).

On aura ainsi comme subdivisions principales de la MN3 :

— MN3 supérieure : faune à *Lagopsis peñai*, *Steneofiber depereti caliodorensis*, *Brachyodus onoideus* et *Zygolophodon turicensis*.

— MN3 inférieure : faune sans Proboscidiens, avec *Steneofiber depereti janvieri* et derniers *Andegameryx*.

niveau haut : faune à *Lagopsis cadeoti*

niveau bas : faune à *Lagopsis spiracensis*.

CONCLUSION

Cette étude a permis d'établir des listes précises des mammifères d'âge MN5 du falun langhien de Pontigné et des mammifères trouvés en place dans les couches continentales inférieures d'âge MN3a à (?)MN4a, et de montrer que le *Lagopsis* des sables inférieurs était *L. spiracensis*, ce qui confirme l'âge plus ancien des sables continentaux des Beilleaux-Pontigné-la Brosse par rapport à Estrepouy [1].

1. Il serait du plus haut intérêt, vu la richesse du gisement insuffisamment fouillé quand il était accessible, qu'un déblaiement soit opéré sur le site de Pontigné-les-Buissonneaux, afin de recueillir de nouveaux documents parfaitement localisés dans la coupe. La baisse du niveau phréatique depuis la fermeture de la carrière devrait faciliter une nouvelle fouille.

Remerciements

Nous tenons à remercier ici tous ceux qui nous ont donné ou prêté leurs collections du falun de Pontigné et d'autres gisements ayant ainsi facilité notre étude : MM. E. CRETON, B. GUÉVEL, PH. JANVIER, B. LOIRET, J.-P. MALFAY, J.-L. WELCOMME, L. FAILLIE, J. MORNANT, D. POUIT, J.-M. SINTURET et le Dr. J. LEVÉ. Nous remercions aussi P. MEIN et P. TASSY qui ont déterminé l'un les petits rongeurs, l'autre les mastodontes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAUDELOT, S., & F. CROUZEL, 1974. — La faune burdigalienne des gisements d'Espira-du-Conflent (Pyrénées-Orientales). *Bull. Soc. Hist. nat., Toulouse*, **110** (3-4) : 311-326.

BEAUMONT, G. DE, 1976. — Remarques préliminaires sur le genre *Amphictis* Pomel (Carnivore). *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, **73** (350) : 171-180.

BEAUMONT, G. DE, & P. MEIN, 1973. — Découverte du genre Broiliana Dehm (*B. dehmi* nov. sp.), Procyonidae, Carnivora, dans le Burdigalien inférieur de Serre-de-Vergès, Pyrénées-Orientales. *Arch. Sci. Genève*, **26** (1) : 93-102.

BRUIJN, H. DE, R. DAAMS, G. DAXNER-HOCK, V. FAHLBUSCH, L. GINSBURG, P. MEIN & J. MORALES, 1992. — Report of the RCMNS Working Group on fossil mammals, Reisensburg 1990. *Newsl. Stratigr.*, **26** (2-3) : 65-118.

BUCHER, H., 1982. — Étude des genres *Marcuinomys* Lavocat et *Lagopsis* Schlosser (Lagomorpha, Mammalia) du Miocène inférieur et moyen de France. Implications biostratigraphiques et phylogénétiques. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., C, **4** (1-2) : 43-74.

BULOT, C. & L. GINSBURG, 1993. — Gisements à Mammifères miocènes du Haut-Armagnac et âge des plus anciens Proboscidiens d'Europe occidentale, *C. r. Acad. Sci. Paris*, **316**, série II : 1011-1016.

COLLIER, A. & J. HUIN, 1979. — Découverte d'un gisement d'âge Burdigalien inférieur dans des sables sous-jacents aux faluns de la Touraine. Étude de la faune de Rongeurs et intérêt biostratigraphique, *C. r. Acad. Sci.*, Paris, **289**, sér. D : 249-252.

DEHM, R., 1950. — Die Raubtiere aus dem Mittelmiozän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, math.-nat. Kl., N.F., München, **58** : 1-141.

DURANTHON, F., 1990. — Étude paléontologique (Rongeurs, Anthracothéridés, Rhinocérotidés) de la molasse toulousaine Oligo-miocène. Biostratigraphie et implications géodynamiques. Thèse ÉPHÉ., Montpellier : 1-278.

FAHLBUSCH, V., 1976. — Report on the International Symposium on Mammalian Stratigraphy of the European Tertiary. *Newsl. Stratigr.*, **5** (2-3) : 1650-1667.

— V., 1991. — The meaning of MN-zonation : considerations for a subdivision of the European continental Tertiary using Mammals. *Newsl. Stratigr.*, **24** (3) : 159-173.

GINSBURG, L., 1971. — Un ruminant nouveau des faluns miocènes de la Touraine et de l'Anjou. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 2e sér., 1970, **42** (5) : 996-1002.

— 1972. — Sur l'âge des Mammifères des faluns miocènes du nord de la Loire. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **274**, sér. D : 3345-3347.

— 1974. — Les faunes de Mammifères burdigaliens et vindoboniens des bassins de la Loire et de la Garonne. *Mém. Bur. Rech. géol. min.*, **78** (1) : 153-167.

— 1977. — Sur la répartition stratigraphique de *Conohyus simorrensis* (Suidae, Artiodactyla, Mammalia) dans le Miocène européen. *C. r. somm. Soc. géol. Fr.*, **4** : 203-205.

— 1988. — La faune des Mammifères des sables miocènes du synclinal d'Esvres (Val-de-Loire). *C. r. Acad. Sci.*, Paris, **307**, sér. 2 : 319-322.

— 1989*a*. — Les mammifères des sables du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., **11**, C (2) : 101-121.

— 1989*b*. — The faunas and stratigraphical subdivisions of the Orleanian in the Loire Basin (France). *In :* European Neogene Mammal Chronology, NATO A.S.I. series. Ser. A : Life Sciences, 180 : 61-72.

— 1990. — Les quatre faunes de Mammifères miocènes des faluns du synclinal d'Esvres (Val-de-Loire, France). *C. r. Acad. Sci., Paris*, **310**, série II : 89-93.

GINSBURG, L., & C. BULOT, 1984. — Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène de Bézian à la Romieu (Gers). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., **6**, C (4) : 353-377.

GINSBURG, L,. & PH. JANVIER, 1971. — Les Mammifères marins des faluns miocènes de la Touraine et de l'Anjou, *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 3e série, **22**, Sc. Terre 6 : 161-195.

GINSBURG, L., & J. MORALES, 1989. — Les Ruminants du Miocène inférieur de Laugnac (Lot-et-Garonne). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., **11**, C (4) : 201-231.

GINSBURG, L., J. HUIN & J.-P. LOCHER, 1981. — Les Carnivores du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., **3**, C (2) : 183-194.

GINSBURG, L., J. MORALES & D. SORIA, 1987. — Nouvelles faunes de grands Mammifères d'âge miocène inférieur dans la partie orientale du bassin du Tage (Espagne). Conséquences stratigraphiques. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **305**, sér. II : 629-632.

GINSBURG, L., PH. JANVIER, J. MORNAND & D. POUIT, 1979. — Découverte d'une faune de mammifères terrestres d'âge vallésien dans le falun miocène de Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire). *C. r. somm. Soc. géol. Fr.*, **5-6** : 223-227.

HUGUENEY, M,. & M. RINGEADE, 1990. — Synthesis of the « Aquitanian » Lagomorph and Rodent faunas of the Aquitaine Basin (France). *In :* European Neogene Mammal Chronology, NATO A.S.I. Series. Ser. A : Life Sciences, **180** : 139-156.

JANVIER, PH., 1971. — NOTES SUR LA GÉOLOGIE ET LA PALÉONTOLOGIE DU MIOCÈNE DE LISBONNE. VIII-LAGOMORPHES (LAGOMORPHA, MAMMALIA). *Revte. Fac. Ciênc. Lisb.*, XVI (2), 2e série, C : 311-321.

MAYET, L., & Cte P. LECOINTRE, 1909. — Étude sommaire des Mammifères fossiles des faluns de la Touraine proprement dite. *Ann. Univ. Lyon*, n. s., **1** (20) : 1-72.

MEIN, P., 1975. — Résultats du groupe de travail des Vertébrés. *In :* Report on activity of RCMNS Working Group (J. SENES, ed.). Reg. Comm. Med. Neogene stratigraphy : 78-81

— 1989. — Updating of MN zones, in European Neogene Mammal Chronology, NATO A.S.I. Series. Ser. A : Life Sciences : 73-90.

MORALES, J., L. GINSBURG & D. SORIA, 1986. — Los Bovoidea (Artodactyla, Mammalia) del Miocenico inferior de Espana : Filogenia y Biogeografia. *Paleont. Evolucion*, Madrid, **20** : 259-265.

ROMAN, F., & J. VIRET, 1930. — Le Miocène continental de l'Armagnac et le gisement burdigalien de La Romieu (Gers). *Livre jubil. Soc. géol. France*, II : 577-604.

ROMAN, F., & J. VIRET, 1934. — La faune de Mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). *Mém. Soc. géol. Fr.*, n. s., (21) : 1-67.

Manuscrit reçu le 21 avril 1994.
Manuscrit révisé reçu le 6 juin 1994.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (1995),
section C, n° 2-4 : 329-347.

Equus cf. *taubachensis* et *E. hydruntinus* de la grotte de Prolom 2 (Crimée, Ukraine)

par Véra EISENMANN et Gennady F. BARYSHNIKOV

Résumé. — La grotte de Prolom 2 est une station moustérienne pluristratifiée datée de la première moitié du Würm. Dans la liste faunique prédominent des espèces steppiques et de steppe boisée dont certaines d'affinités boréales. Parmi les 10 000 restes déterminables de grands Mammifères, le Saïga domine (54 %), suivi par les Équidés (14 %). *Equus* cf. *taubachensis* et *E. hydruntinus* sont représentés par un riche échantillon de dents jugales isolées et quelques os des membres. Les fossiles de Chevaux ont été comparés avec ceux des travertins supérieurs d'Ehringsdorf, de Burgtonna 1 et 2, Taubach, Weimar, Roterberg, Remagen (Allemagne), de Kiskevely, Dorog et Tokod (Hongrie), de Bourgeois-Delaunay et Mauran (France) et de Kostenki (Russie). Les restes d'*E. hydruntinus* ont été comparés avec ceux de Staroselie (Ukraine), Binagady (Azerbaïdjan), Roterberg (Allemagne) et Lunel-Viel (France).

Mots-clés. — Biométrie, *Equus* cf. *taubachensis*, *E. hydruntinus*, Mammalia, Perissodactyla, Crimée, Ukraine, Würm inférieur.

Abstract. — Equus cf. taubachensis *and* E. hydruntinus *from the Cave of Prolom 2 (Crimea, Ukraine).* The Prolom 2 Cave is a multilayers Mousterian site dated from the first half of the Würm. In the faunal list, steppe and arboreal steppe species predominate, several of them having boreal affinities. Among the 10 000 determinable fossils of large Mammals, 54 % belong to saiga ; the frequency of equids (14 %) is just after. *Equus* cf. *taubachensis* and *E. hydruntinus* are represented by a numerous sample of isolated jugal teeth and a few limb bones. Prolom horses have been compared to samples from the Upper Travertines of Ehringsdorf, Burgtonna 1 et 2, Taubach, Weimar, Roterberg, Remagen (Germany), from Kiskevely, Dorog and Tokod (Hungary), from Bourgeois-Delaunay and Mauran (France), and from Kostenki (Russia). *E. hydruntinus* has been compared to samples from Staroselie (Ukraine), Binagady (Azerbaïdjan), Roterberg (Germany), and Lunel-Viel (France).

Keywords. — Biometry, *Equus* cf. *taubachensis*, *E. hydruntinus*, Mammalia, Perissodactyla, Crimea, Ukraine, Lower Würm.

V. EISENMANN, *Laboratoire de Paléontologie du MNHN et URA 12 et 1415 du CNRS, 8, rue Buffon, F-75005-Paris.*
G. F. BARYSHNIKOV, *Zoologicheskii Institut Academii Nauk, 199034, Sanct-Peterburg, Russie.*

Les ossements de Chevaux et d'*E. hydruntinus* étudiés ici proviennent de la station moustérienne pluristratifiée de la grotte de Prolom 2. Cette grotte est située sur la rive gauche de la rivière Kuchuk-Karasou, dans les environs de Belogorod en Crimée. Elle se rattache à un fragment de la deuxième terrasse de la rivière (KOLOSOV, 1986 : 75). La station fut découverte par l'archéologue ukrainien Iu. G. KOLOSOV en 1978. Elle a été fouillée en 1981-1982. Quelques compléments de fouilles pour recherche de microvertébrés ont été effectués en 1985, avec la participation de G. BARYSHNIKOV.

La grotte se trouve au pied d'un escarpement calcaire, environ 22 mètres au-dessus de l'eau. Elle regarde à l'est. Actuellement, seule est conservée la paroi postérieure qui entoure en demi-cercle une petite plate-forme. Cette plate-forme est actuellement à ciel découvert mais était à l'origine entièrement recouverte d'un surplomb rocheux, effondré depuis. La profondeur de la grotte est de 6 à 8 mètres, la largeur atteint 11-12 mètres et la surface de fouilles est d'environ 40 m^2.

STRATIGRAPHIE

Sept horizons lithologiques ont été distingués. Leur description est donnée par Kolosov (1986 : 78-79).

1. Humus actuel de 0,05 à 0,2 mètre avec inclusions de cailloutis. Quelques rares trouvailles de silex et d'animaux pléistocènes.

2. Argile marron-clair de 0,2 à 0,5 mètre d'épaisseur avec un peu de cailloutis. Sa concentration augmente avec la profondeur.

3. Gros blocs du surplomb rocheux effondré, de 0,5 à 1,45 mètre d'épaisseur.

4. Argile marron-clair avec inclusion de gros fragments de calcaire, de 1,45 à 1,8 mètre d'épaisseur.

5. Argile marron-clair avec une forte concentration de cailloutis de taille moyenne. Épaisseur de 1,8 à 2 mètres. Les cailloutis sont souvent légèrement roulés.

6. Couche de 2 à 2,22 mètres d'argile marron-clair fortement caillouteuse. Présence de fragments de calcaire de faible et moyenne dimensions.

7. Argile gris-clair de 2,2 à 2,38 mètres d'épaisseur. Faible concentration en fragments.

Quatre couches culturelles d'époque moustérienne ont été distinguées. La couche 1 commence avec la surface et va juqu'aux gros blocs effondrés. La couche 2 comprend l'horizon 4 ; la couche 3, l'horizon 5 et la couche 4, l'horizon 7.

Dans les dépôts de la grotte ont été trouvés de nombreux outils et produits de débitage en très bon silex et des ossements d'animaux avec traces d'élaboration ainsi que des artefacts osseux. Parmi les outils en silex, les racloirs typiques et les racloirs déjetés sont habituels, ainsi que les couteaux typiques et bilatéraux à méplats. La station de Prolom 2 appartient à la culture moustérienne akkaïenne à laquelle se rattachent aussi d'autres sites de Crimée orientale : Zaskalnaia 5, Zaskalnaia 6, Krasnaia Balka, Chokurcha 1, Volchii grot (Kolosov, 1986). Tous sont disposés à la limite entre la vallée steppique et le pied des massifs montagneux. Au Pléistocène, cette région était favorable à la vie de grands troupeaux d'Ongulés qui étaient activement recherchés par les chasseurs moustériens.

FAUNE ASSOCIÉE

Des déterminations préliminaires ont déjà été publiées (Baryshnikov, 1986, 1987 ; Baryshnikov & Potapova, 1988, 1992). On a trouvé des restes d'Amphibiens, d'Oiseaux et

de Mammifères. Il ne semble pas y avoir de différences significatives dans la composition spécifique et la fréquence relative des fossiles de Mammifères mais les restes d'Oiseaux d'espaces ouverts semblent plus fréquents dans les couches 3-4 tandis que les espèces forestières prédomineraient dans les couches 1-2 (BARYSHNIKOV & POTAPOVA, 1988 : 59). La liste faunique est la suivante :

Amphibia

Bufo viridis

Aves

Casarca ferruginea, *Cerchneis tinnunculus*, *Erythropus vespertinus*, *Perdix perdix*, *Columba livia*, *Columba palumbus*, *Columba* sp., *Nyctea scandiaca*, *Lullula arborea*, *Alauda arvensis*, *Luscinia* sp., *Chloris chloris*, *Pica pica*, *Corvus monedula*, *Corvus frugilegus*, *Corvus corax*.

Mammalia

Marmota bobac, *Allactaga jaculus*, *Ellobius* cf. *talpinus*, *Lagurus lagurus*, *Eolagurus luteus*, *Cricetus cricetus*, *Microtus* cf. *gregalis*, *Microtus* cf. *agrestis*, *Microtus arvalis*, *Vulpes corsac*, *Ursus spelaeus crimaeus*, *Putorius eversmanni*, *Crocuta spelaea*, *Panthera spelaea*, *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Rangifer tarandus*, *Cervus elaphus*, *Megaloceros giganteus*, *Bison priscus*, *Saiga* cf. *borealis*).

On constate une prédominance d'espèces steppiques et de steppe boisée. On remarque aussi la présence de formes boréales parmi les Oiseaux (*Nyctea scandiaca*) et les Mammifères (*Microtus* cf. *gregalis*, *Rangifer tarandus*, *Saiga* cf. *borealis*).

D'après la composition de la faune et d'après les mensurations des dents jugales des grands Carnivores (*Ursus spelaeus crimaeus*, *Crocuta spelaea*) le site de Prolom 2 peut être daté de la première moitié du Würm. Les sites de Zaskalnaia 5 et Zaskalnaia 6 ont probablement un âge voisin.

Dans les couches de la grotte de Prolom 2, près de dix mille fragments déterminables de grands Mammifères ont été récoltés. Les restes de Saïga (54 %) dominent ; les restes d'Équidés (14 %) occupent la deuxième place. Comme le Saïga, le Cheval sauvage et *E. hydruntinus* constituaient des proies importantes pour les anciens habitants du site.

LES RESTES D'ÉQUIDÉS

Les fossiles étudiés sont surtout composés d'incisives et de dents jugales isolées, définitives et lactéales. Les autres éléments du squelette sont rares et en général sous forme de petits fragments. Ils appartiennent le plus souvent aux parties distales des membres. Quelques métapodes entiers d'un grand Cheval font figure d'exception. Ils proviennent de l'accumulation osseuse tout près de la paroi postérieure de la grotte au niveau de la couche 2 (« ossuaire »). Là a été mis au jour un amoncellement de divers os de grands animaux qui reposaient en arc de cercle le long de la paroi. Sur certains carrés on a trouvé jusqu'à trois étages d'os, sur

d'autres, un seul (KOLOSOV, 1986 : 88). A la différence d'autres emplacements de la grotte où tout le matériel est fragmenté, « l'ossuaire » comprend des os entiers ou de grands fragments osseux.

Les os de Chevaux et d'Asiniens sont de couleur marron-clair et sont bien conservés. Certains ont été rongés par de grands Carnivores (Hyène des cavernes).

L'accumulation de restes osseux d'Équidés dans la grotte de Prolom 2 est d'abord liée à la chasse pratiquée par les anciens Hommes. Quelques os ont pu être apportés par des Hyènes des cavernes, qui se fixaient souvent dans des grottes ou y habitaient durant les périodes où les Hommes quittaient le site ou ne le visitaient que de façon épisodique.

La présence simultanée d'un grand Cheval et d'un *E. hydruntinus* est caractéristique des « monuments » moustériens non seulement en Crimée, mais aussi dans le Caucase septentrional (Ilskaya 1) et dans les régions arides de Transcaucasie (Tsopi, Erevanskaya). Dans les régions plus occidentales, une association semblable s'observe en bordure de la mer Méditerranée.

Le système de mesure a été publié précédemment (EISENMANN, 1986). Les dents jugales sont mesurées au niveau de leurs surfaces occlusales quand elles sont moyennement usées ; les dents peu usées et les M^3 sont mesurées à mi-hauteur, les dents très usées ne sont pas prises en compte. Un article précédent (EISENMANN *et al.*, 1993) explique pourquoi les mesures au point P préconisées par PRAT (1968) ne sont pas appliquées.

E. cf. taubachensis

Les variations individuelles des Chevaux fossiles sont grandes par rapport aux variations entre les sites. C'est spécialement net pour les dimensions dentaires qui restent en moyenne assez stables pendant la plus grande partie du Quaternaire. Dans la mesure où presque n'importe quelle dent peut entrer dans l'écart de variation de presque n'importe quel échantillon, les comparaisons ne sont intéressantes que lorsqu'elles concernent un matériel suffisamment riche, comprenant non seulement des dents mais aussi des métapodes. Comme ces conditions sont rarement réunies, les Chevaux quaternaires sont encore mal systématisés, notamment les formes dont l'âge est supérieur à 30 000 ans.

Les Chevaux de Prolom 2 ont été comparés avec ceux des travertins supérieurs d'Ehringsdorf, de Burgtonna 1 et 2, Taubach, Weimar, Roterberg (Allemagne), ceux de Kiskevely, Dorog et Tokod (Hongrie) et ceux de la grotte Bourgeois-Delaunay et de Mauran (France). Il s'agit souvent de vieilles collections où les mélanges de niveaux (Burgtonna 1 et 2) et même de gisements (Taubach et Weimar) ne sont pas exclus. En outre, certains échantillons sont pauvres (Mauran, Burgtonna, Tokod) ou d'âge imprécis (Hongrie).

Les travertins supérieurs d'Ehringsdorf ont été datés de 100 à 130 000 ans (HAUSMANN & BRÜNNACKER, 1988) ; les travertins de Burgtonna 1 sont également d'âge éemien, ainsi que probablement Taubach et Weimar (HEINRICH, 1990*b* : 187). Burgtonna 2 et Roterberg sont rapportés au début du Weichsel (HEINRICH, 1990*a* : 176). Les couches 8 à 10 de la grotte Bourgeois-Delaunay rapportées au Würm I sont comprises entre deux travertins datés de 100 et 112 000 ans (BLACKWELL *et al.*, 1983). Mauran est aussi rapporté au Würm I et serait contemporain du stade isotopique 5b (DAVID *et al.*, 1994). Kiskevely, Dorog et Tokod sont rapportés au Würm ancien (JANOSSY, 1986).

DESCRIPTION DU MATÉRIEL

Une région symphysaire avec des grandes canines de mâle et des incisives extrêmement usées (cornets invisibles sauf sur la I3 droite) mesure 67 mm de large au bord postérieur des I3. La largeur minimale hors tout au niveau du rétrécissement est de 51 mm et la longueur de la symphyse de 94 mm. Comme ce fragment ne comporte pas les P2, il est difficile d'en évaluer la longueur. Il semble toutefois que cette symphyse appartenait à un cheval à museau court et large (EISENMANN *et al.*, 1985).

Sur les dents jugales supérieures (tabl. I) le parastyle est large mais rarement dédoublé sur les P3 et P4, étroit et simple sur les molaires. Le mésostyle est large et souvent dédoublé sur les P3 et P4, étroit et simple sur les molaires. L'émail des dents est assez plissé : 4 à 10 plis. Le pli caballin est bien développé.

Les dimensions des dents jugales inférieures sont moyennes (tabl. II). La forme de la double boucle est caballine. Le sillon vestibulaire est court sur les prémolaires, long sur les molaires, il n'est pas très profond.

TABLEAU I. — Mesures en millimètres des dents jugales supérieures d'*E.* cf. *taubachensis* de Prolom 2.

Upper cheek teeth of E. *cf.* taubachensis *from Prolom 2 : measurements in millimeters.*

		n	x	min.	max.	s	v
P^2	Lo	10	40,4	38,0	42,5	1,64	4,06
	LP	10	9,9	8,6	11,1	0,84	8,44
	lo	10	26,5	24,6	29,2	1,43	5,41
	lP	10	24,6	20,4	27,1	1,95	7,93
P^3 P^4	Lo	41	29,9	25,7	33,3	1,94	6,49
	LP	40	14,5	10,8	17,4	1,39	9,61
	lo	40	29,5	26,5	31,9	1,38	4,69
	lP	40	48,8	35,1	60,0	5,71	11,70
M^1 M^2	Lo	32	27,6	25,0	30,8	1,32	4,77
	LP	32	14,3	11,1	16,8	1,38	9,62
	lo	32	27,3	15,1	31,3	2,69	9,84
	lP	32	51,9	40,4	60,0	5,00	9,63
M^3	L miht	14	30,3	26,7	33,0	1,88	6,22
	LP	14	15,7	11,5	18,8	1,88	11,99
	l miht	14	24,8	22,0	27,0	1,45	5,85
	lP	14	50,3	24,9	58,8	8,64	17,17

n : nombre de spécimens. × : moyenne. min : valeur minimale observée. max : valeur maximale observée. s : écart type. v : coefficient de variation (v = 100 s / ×). Lo : longueur occlusale. LP : longueur du protocone. lo : largeur occlusale. IP : indice protoconique (100 LP / Lo). Lmiht : longueur à mi-hauteur de la couronne. lmiht : largeur à mi-hauteur de la couronne.

n : number of specimens. × : mean. min : minimal observed value. max : maximal observed value. s : standard deviation. v : coefficient of variation (v = 100 s / ×). Lo : occlusal length. LP : protocone length. lo : occlusal width. IP : protocone index (100 LP / Lo). Lmiht : length at mid-crown. lmiht : width at mid-crown.

TABLEAU II. — Mesures en millimètres des dents jugales inférieures d'*E.* cf. *taubachensis* de Prolom 2.

Lower cheek teeth of E. *cf.* taubachensis *from Prolom 2 : measurements in millimeters.*

		n	x	min.	max.	s	v
P_2	Lo	10	34,6	31,6	37,6	1,93	5,58
	LF	10	16,6	15,7	17,7	0,62	3,74
	LDB	4	15,1	14,0	16,0	0,86	5,70
	lo	10	15,14	14,8	16,2	0,52	3,38
	IDB	4	44,7	41,2	48,0	2,83	6,33
	IF	10	48,2	46,2	51,3	1,90	3,95
P_3 P_4	Lo	32	29,5	27,5	32,2	1,38	4,70
	LF	32	13,6	9,7	17,0	1,47	10,82
	LDB	32	17,6	14,8	19,7	1,16	6,58
	lo	32	17,6	15,8	19,1	0,94	5,35
	IDB	32	60,0	46,8	67,2	5,09	8,48
	IF	32	46,0	35,3	54,8	3,91	8,51
M_1 M_2	Lo	17	27,4	25,1	29,8	1,23	4,50
	LF	16	10,3	9,1	13,0	1,11	10,76
	LDB	17	15,3	13,1	18,7	1,53	9,96
	lo	17	16,5	15,9	18,4	0,66	4,00
	IDB	17	56,0	49,4	67,7	4,65	8,32
	IF	16	37,7	34,7	46,4	3,25	8,62
M_3	Lo	7	34,9	31,0	36,2	1,86	5,33
	LDB	6	14,7	12,8	17,5	1,63	11,07
	lo	7	14,4	12,0	16,0	1,31	9,15
	IDB	6	41,4	35,6	50,0	5,08	12,28

n : nombre de spécimens. × : moyenne. min : valeur minimale observée. max : valeur maximale observée. s : écart type. v : coefficient de variation (v = 100 s / x). Lo : longueur occlusale. LF : longueur du postflexide. LDB : longueur de la double boucle. lo : largeur occlusale. IDB : indice de la double boucle (IDB = 100 LDB / Lo). IF : indice postflexidique (IF = 100 LF / Lo).

n : number of specimens. × : mean. min : minimal observed value. max : maximal observed value. s : standard deviation. v : coefficient of variation (v = 100 s / x). Lo : occlusal length. LF : postflexid length. LDB : double knot length. lo : occlusal width. IDB : double knot index (IDB = 100 LDB / Lo). IF : postflexid index (IF = 100 LF / Lo).

Les métapodes (tabl. III et IV) sont grands et trapus ; au niveau de l'extrémité distale, les largeurs articulaires sont plus grandes que les largeurs sus-articulaires ; les diamètres antéro-postérieurs (DAP) ne sont pas très développés. Une première phalange est relativement petite : 86 mm de long, avec des largeurs proximale, diaphysaire et distale sus-articulaire de 53 mm, 37 mm et 45,5 mm respectivement. Une autre est plus grande : 58 et 38,4 mm pour les largeurs proximale et diaphysaire. Un radius mesure 364 mm de long ; les largeurs proximale articulaire, diaphysaire et distales maximale et articulaire sont respectivement de 89, 49, 82 et 67,5 mm. Pour un autre radius, les deux largeurs distales sont de 82 et 69,5 mm. La diaphyse d'un troisième radius est large de 49,6 mm. Les diamètres de trois cavités cotiloïdes pelviennes sont de 81,5 mm, 78 et 73,3 mm. Trois extrémités distales de tibia mesurent 82,5 mm, 78 mm et 74,5 mm de large pour des DAP de 52 mm, 50 mm et 47,5 mm ; le DAP distal d'un quatrième tibia est de 45 mm.

Les astragales (tabl. V) sont grands et larges.

TABLEAU III. — Mesures en millimètres des troisièmes métacarpiens (MC III) et troisièmes métatarsiens (MT III) d'*E.* cf. *taubachensis* de Prolom 2.

Third metacarpals (MC III) and third metatarsals (MT III) of E. *cf*. taubachensis *from Prolom 2, measurements in millimeters.*

MC III	2 gor	3.a	6.a	64	3,1,5.a	6.E	gor 2,117
1	-	-	-	-	-	-	248,0
3	-	-	-	-	48,0	-	44,5
4	-	-	-	-	31,7	-	32,0
5	-	-	57,5	58,2	-	-	60,0
6	-	-	35,0	37,8	-	-	37,0
10	51,6	55,5	-	-	59,1	56,0	57,5
11	52,8	56,5	-	-	58,6	57,5	59,5
12	39,7	40,0	-	-	43,9	43,2	43,0
13	33,0	31,5	-	-	34,4	33,8	35,0
14	-	32,0	-	-	35,4	35,0	37,0
7	-	-	48,0	-	-	-	48,0
8	-	-	17,0	-	-	-	17,0
MT III	120	127	kost	gor 2	6.A	6.A	6.A
1	278,0	282,0	275,0	272,0	-	-	-
3	40,0	40,5	38,0	38,0	-	-	-
4	36,0	37,0	36,0	38,0	-	-	-
5	57,0	58,0	57,5	54,0	-	-	-
6	45,0	48,0	48,	45,0	-	-	-
10	57,0	58,0	56,5	52,0	57,0	59,0	53,0
11	57,0	60,0	58,5	53,5	58,0	-	54,0
12	41,5	43,5	43,0	37,5	42,5	44,5	38,0
13	30,0	31,0	30,0	-	31,0	34,5	31,0
14	31,0	32,5	30,5	-	30,5	38,0	34,5
7	52,0	54,0	54,0	52,0	-	-	-
8	16,0	15,0	10,0	18,0	-	-	-
MT III	gor 2	6.A	4.A	3.A	1.A	1.A	-
1	-	-	-	-	-	-	-
3	41,5	-	-	-	-	40,5	-
4	39,0	-	-	-	-	41,0	-
5	55,0	60,0	61,0	60,0	53,5	59,0	-
6	49,0	47,0	52,0	51,0	48,0	52,0	-
10	-	-	-	-	-	-	-
11	-	-	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	-	-
14	-	-	-	-	-	-	-
7	51,0	-	56,0	58,0	53,0	55,0	-
8	11,0	-	19,0	12,0	12,0	15,0	-

1 : longueur maximale. 3 : largeur au milieu de la diaphyse. 4 : diamètre antéro-postérieur (DAP) au milieu de la diaphyse. 5 : largeur proximale. 6 : DAP proximal. 10 : largeur distale sus-articulaire. 11 : largeur distale articulaire. 12 : DAP de la quille. 13 : DAP minimal du condyle interne. 14 : DAP maximal du condyle interne. 7 : diamètre de la facette pour le magnum (MC III) ou pour le grand cunéiforme (MT III). 8 : diamètre de la facette antérieure pour l'unciforme (MC III) ou pour le cuboïde (MT III).

1 : maximal length. 3 : width at mid-diaphysis. 4 : depth at mid-diaphysis. 5 : proximal width. 6 : proximal depth. 10 : distal supra-articular width. 11 : distal articular width. 12 : depth of the distal keel. 13 : minimal depth of the medial condyle. 14 : maximal depth of the medial condyle. 7 : diameter of the facet for the magnum (MC III) or for the big cuneiform (MT III). 8 : diameter of the anterior facet for the unciform (MC III) or for the cuboid (MT III).

TABLEAU IV. — Mesures en millimètres des troisièmes métacarpiens (MC III) et troisièmes métatarsiens (MT III) d'*E.* cf. *taubachensis* de Prolom 2.

Third metacarpals (MC III) and third metatarsals (MT III) of E. *cf.* taubachensis *from Prolom 2 : measurements in millimeters.*

MC III	n	x	min.	max.	s	v
1	1	248,0	248,0	248,0	-	-
3	2	46,3	44,5	48,0	2,47	5,35
4	2	31,9	31,7	32,0	0,21	0,67
5	3	58,6	57,5	60,0	1,29	2,20
6	3	36,6	35,0	37,8	1,44	3,94
10	5	55,9	51,6	59,1	2,80	5,01
11	5	57,0	52,8	59,5	2,60	4,56
12	5	42,0	39,7	43,9	1,96	4,67
13	5	33,5	31,5	35,0	1,36	4,05
14	4	34,9	32,0	37,0	2,09	5,99
7	2	48,0	48,0	48,0	0,00	0,00
8	2	17,0	17,0	17,0	0,00	0,00
MT III	n	x	min.	max.	s	v
1	4	276,8	272,0	282,0	4,27	1,54
3	6	39,8	38,0	41,5	1,44	3,62
4	6	37,8	36,0	41,0	1,94	5,13
5	10	57,5	53,5	61,0	2,62	4,56
6	10	48,5	45,0	52,0	2,55	5,26
10	7	56,1	52,0	59,0	2,59	4,62
11	6	56,8	53,5	60,0	2,58	4,54
12	7	41,5	37,5	44,5	2,72	6,56
13	6	31,3	30,0	34,5	1,67	5,33
14	6	32,8	30,5	38,0	2,96	9,02
7	9	53,9	51,0	58,0	2,20	4,09
8	9	14,2	10,0	19,0	3,15	22,17

n : nombre de spécimens. × : moyenne. min : valeur minimale observée. max : valeur maximale observée. s : écart type. v : coefficient de variation (v = 100 s / x). (Définition des mesures 1 à 14 : voir tabl. III.)

n : number of specimens. × : mean. min : minimal observed value. max : maximal observed value. s : standard deviation. v : coefficient of variation (v = 100 s / x). 1 : maximal length. 3 : width at mid-diaphysis. 4 : depth at mid-diaphysis. 5 : proximal width. 6 : proximal depth. 10 : distal supra-articular width. 11 : distal articular width. 12 : depth of the distal keel. 13 : minimal depth of the medial condyle. 14 : maximal depth of the medial condyle. 7 : diameter of the facet for the magnum (MC III) or for the big cuneiform (MT III). 8 : diameter of the anterior facet for the unciform (MC III) or for the cuboid (MT III).

TABLEAU V. — Mesures en millimètres des astragales d'*E.* cf. *taubachensis* de Prolom 2. n : nombre de spécimens.

Astragali of E. *cf.* taubachensis *from Prolom 2 : measurements in millimeters. n : number of specimens.*

	n	x	min.	max.	s	v
1	10	66,3	63,0	71,0	2,44	3,68
2	10	67,1	65,0	70,5	2,09	3,11
3	10	69,3	63,5	75,0	4,14	5,97
4	10	37,1	35,0	39,0	1,48	3,99
5	10	61,9	56,0	68,5	4,40	7,11
6	10	40,0	35,0	43,0	2,37	5,93
7	10	58,1	52,0	63,5	3,66	6,30

x : moyenne. min : valeur minimale observée. max : valeur maximale observée. s : écart type. v : coefficient de variation (v = 100 s / x). 1 : hauteur maximale. 2 : hauteur de la lèvre interne de la poulie. 3 : largeur maximale. 4 : largeur de la poulie. 5 : largeur articulaire distale. 6 : diamètre antéro-postérieur articulaire distal.

x : mean. min : minimal observed value. max : maximal observed value. s : standard deviation. v : coefficient of variation (v = 100 s / x). 1 : maximal height. 2 : maximal diameter of the medial condyle. 3 : maximal width. 4 : width of the trochlea (at the apex of each condyle). 5 : distal articular width. 6 : distal articular depth. 7 : maximal medial depth.

COMPARAISONS

La plupart des dents jugales supérieures de Taubach et Weimar (EISENMANN, 1991 : tabl. 2) ont des dimensions voisines de celles de Prolom. Toutefois, le diagramme de dispersion des longueurs du protocone en fonction des longueurs occlusales (fig. 1) montre que les dimensions des M1M2 et des P3P4 se chevauchent plus qu'à Taubach, et que les M1M2 ont parfois des protocones plus courts.

Le matériel de Dorog, Kiskevely et Tokod présente aussi de grandes ressemblances avec celui de Prolom ainsi que les deux dents de Mauran.

En revanche, les longueurs d'une série supérieure peu usée provenant des travertins supérieurs d'Ehringsdorf (n° 8868) sont voisines, mais les protocones sont nettement plus longs : près de 19 et 20 mm sur les P3 et P4, 17 et 17,7 mm sur les M1 et M2. Avec un protocone long de 16 mm pour une longueur de 29 mm, la P3 ou P4 isolée (6732) entre mieux dans l'intervalle de variation observé à Prolom 2.

Une des trois jugales supérieures censées provenir de Burgtonna 1 s'inscrit dans le cadre de variation de Prolom 2. Les deux autres sont plus petites et ont des protocones plus courts, comme celles du crâne type d'*E. germanicus* de Remagen, dont l'âge est malheureusement inconnu. Les quelques dents de Roterberg paraissent également plus petites. D'après les données de PRAT (1968), les dents de la couche 9 de la grotte Bourgeois-Delaunay sont aussi en moyenne plus petites, avec des protocones plus courts.

Dans l'ensemble, les métapodes provenant des gisements allemands et hongrois ressemblent à ceux de Prolom. Il faut cependant noter que les métatarsiens de Dorog, Burgtonna 1 et 2, Taubach, Roterberg, et certains MT III de Weimar ont des largeurs distales articulaires

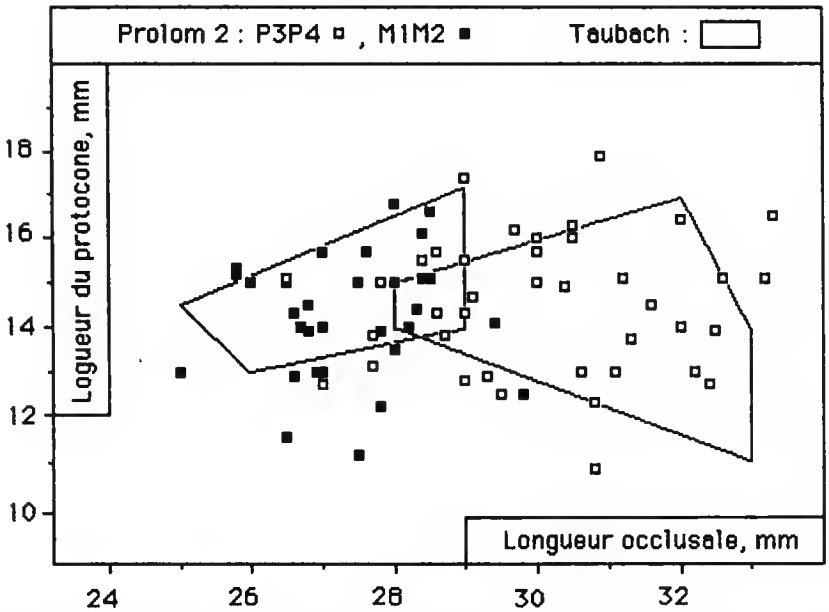


FIG.1. — Diagramme de dispersion des longueurs des P3P4 et M1M2 supérieures et de leurs protocones à Prolom 2 (Ukraine) et à Taubach (Allemagne).

Scatter diagram of occlusal and protocone lengths of P3P4 and M1M2 from Prolom 2 (Ukraine) and Taubach (Germany).

relativement petites. Par ailleurs, les MT III de Prolom ont des diamètres antéro-postérieurs distaux assez faibles. D'après les mesures publiées par PRAT (1968), l'unique MC III de la couche 10 de la grotte Bourgeois-Delaunay entre dans l'écart de variation de Prolom. En revanche, les métapodes de Mauran (EISENMANN & DAVID, 1994), en principe du Würm ancien eux aussi (DAVID *et al.*, 1994), sont plus petits et se rapprochent de ceux qu'on trouve dans des niveaux plus récents, comme à Arcy-sur-Cure.

Pour le reste du squelette post-crânien, les dimensions sont également voisines de celles rencontrées dans les gisements éemiens et du Würm inférieur.

TYPOLOGIE ET CHRONOLOGIE

Des travaux précédents (EISENMANN, 1988, 1991 ; EISENMANN & DAVID, 1990 ; EISENMANN *et al.*, 1993) ont conduit à proposer une typologie des Chevaux quaternaires fondée sur les rapports entre certaines dimensions des métapodes et des dents jugales supérieures. Techniquement, elle repose sur une comparaison des dimensions à l'aide de diagrammes de SIMPSON (1941) où les logarithmes décimaux des mesures du Cheval de Prjewalski actuel servent de ligne de référence (ligne zéro).

Le Cheval de Prolom présente un profil (fig. 2) voisin de celui de l'*E. taubachensis* éemien de Burgtonna 1, Weimar et Taubach. Il en diffère par des métapodes plus massifs, des largeurs

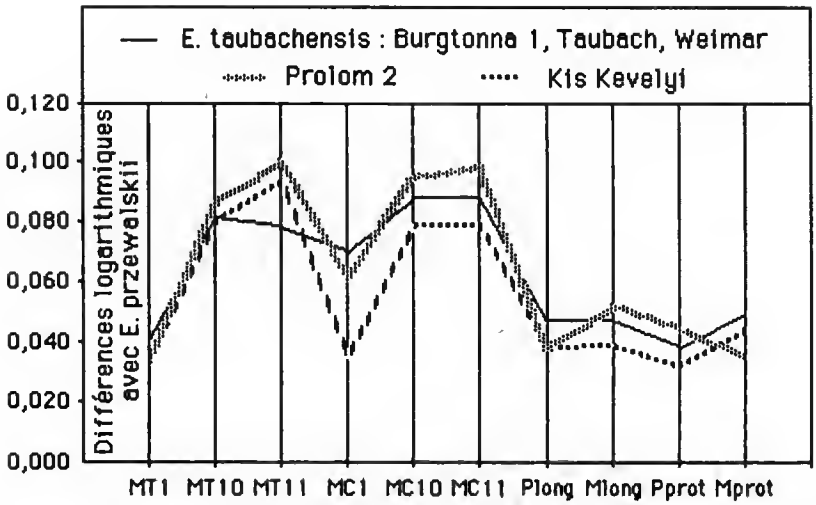


Fig. 2. — Diagramme des rapports (SIMPSON) comparant les proportions squelettiques et dentaires d'*E. taubachensis* (Allemagne), des Chevaux de Prolom 2 (Ukraine), Kiskevely (Hongrie) et d'*E. przewalskii* actuels (ligne de référence). MT1 et MC1 : longueurs moyennes des troisièmes métatarsiens et métacarpiens. MT10 et MC10 : largeurs moyennes distales sus-articulaires. MT11 et MC11 : largeurs moyennes distales articulaires. Plong et Pprot : moyennes des longueurs et des longueurs des protocones des P3 et P4 supérieures. Mlong et Mprot : moyennes des longueurs et des longueurs des protocones des M1 et M2 supérieures.

Ratio diagram comparing skeletal and dental proportions of E. taubachensis *(Germany), Horses from Prolom 2 (Ukraine) and Kiskevely (Hungary), and modern* E. przewalskii *(reference line). MT1 and MC1 : average lengths of third metatarsals and metacarpals. MT10 and MC10 : average distal supra-articular widths. MT11 and MC 11 : average distal articular widths. Plong and Pprot : average occlusal and protocone lengths of upper P3 and P4. Mlong and Mprot : average occlusal and protocone lengths of upper M1 and M2.*

distales articulaires plus grandes surtout sur les MT III, des P3 et P4 plus petites, et des protocones plus courts sur les M1 et M2. Le Cheval du Würm ancien de Kiskevely ressemble en plus trapu à la forme de Prolom, mais présente des proportions dentaires semblables à celles d'*E. taubachensis*. Ce type de dentition où les protocones sont relativement plus longs sur les M1M2 que sur les P3P4 est très répandu. On le retrouve notamment il y a environ 30 000 ans chez *E. germanicus* de Jaurens et, d'après les données de KUZMINA (1980), chez *E. latipes* de l'humus supérieur de Kostenki (fig. 3). Au contraire, les Chevaux qui, comme celui de Prolom, présentent des protocones plus longs sur les M1M2 que sur les P3P4 sont souvent anté-würmiens. Encore imparfaitement connus, ils semblent se distinguer du Cheval de Prolom par des métapodes plus graciles et/ou des P3P4 plus grandes (fig. 4).

Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble que les protocones soient plus longs chez les formes « froides », notamment sur les P3P4. D'après ce caractère, le Cheval de Prolom serait peut-être plus adapté au froid qu'*E. latipes*, *E. germanicus*, ou *E. taubachensis*.

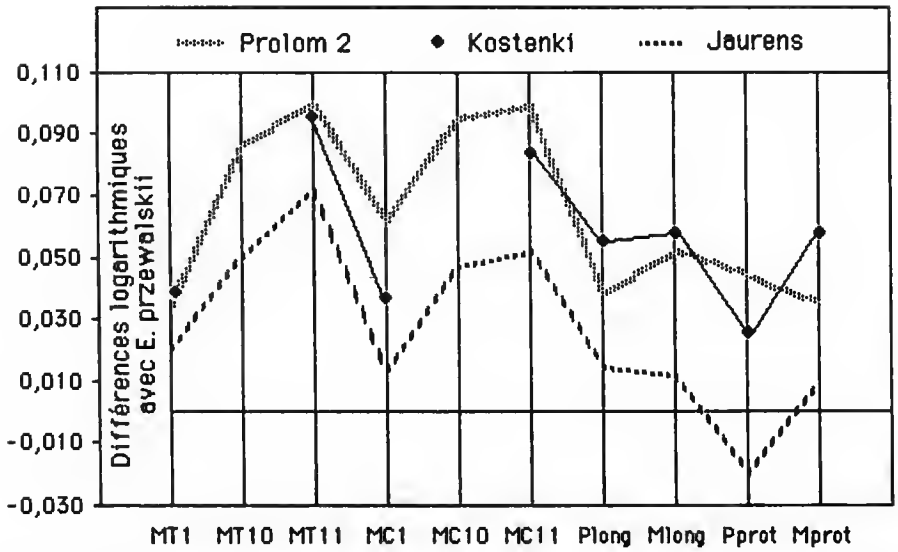


FIG. 3. — Diagramme des rapports (SIMPSON) comparant les proportions squelettiques et dentaires d'*E.* cf. *taubachensis* de Prolom 2 (Ukraine), d'*E. latipes* de Kostenki (Russie), d'*E. germanicus* de Jaurens (France) et d'*E. przewalskii* actuels (ligne de référence). (Abrév. : voir fig. 2.)

Ratio diagram comparing skeletal and dental proportions of E. *cf.* taubachensis *from Prolom 2 (Ukraine),* E. latipes *from Kostenki (Russia),* E. germanicus *from Jaurens (France) and modern* E. przewalskii *(reference line). (Same abbr. as in fig. 2)*

Equus hydruntinus

Le matériel comprend essentiellement des dents jugales et un très petit nombre d'os des membres. Comme chez tous les *E. hydruntinus*, les dents jugales sont petites et évoquent par certains caractères celles des *E. stenonis* : sur les dents supérieures les protocones sont très courts, sur les dents inférieures les doubles boucles sont sténoniennes et les sillons vestibulaires des molaires pénètrent profondément à l'intérieur du pédicule de la double boucle. Les données statistiques concernant les dents jugales supérieures et inférieures sont dans les tableaux VIII et IX. Il existe en outre un fragment distal de MC III et un de MT III dont les largeurs sus-articulaires sont de 37,5 et 35,5, les largeurs articulaires de 37,3 et 35, les DAP de la quille de 28,4 et 24, les DAP minimaux du condyle interne de 23,8 et 20 et les DAP maximaux du même condyle de 25,5 et 21,5 mm. Une deuxième phalange mesure 37,9 mm de haut, 32,8 mm de large au milieu et 33,5 mm de large distalement. L'unique astragale mesure 45,5 de haut et 44 de large ; les dimensions de la facette articulaire distale sont de 42 mm sur 26,5.

En association avec les caractères dentaires cités plus haut, *E. hydruntinus* présente des métapodes graciles dont les diaphyses ont toujours un diamètre antéro-postérieur très développé, caractère qui les distingue bien des Hémiones (fig. 5). La position systématique d'*E. hydruntinus* n'est pas encore parfaitement établie (FORSTEN, 1990 ; BONIFAY, 1991) mais il est clair qu'il ne ressemble ni aux Anes, ni aux Hémioniens actuels. Un abondant matériel

TABLEAU VIII. — Mesures en millimètres des dents jugales supérieures d'*E. hydruntinus* de Prolom 2.

Upper cheek teeth of E. hydruntinus from Prolom 2 : measurements in millimeters.

		n	x	min.	max.	s	v
P^2	Lo	8	30,5	27,3	32,8	1,95	6,39
	LP	8	5,6	4,7	7	0,73	13,04
	lo	7	20,6	17,2	22,5	1,66	8,06
	IP	8	18,3	15,1	21,3	2,18	11,91
P^3 P^4	Lo	13	24,4	22,3	26,2	1,15	4,71
	LP	13	8,5	6,0	10,0	1,32	15,53
	lo	13	23,7	21,9	25,9	1,14	4,81
	IP	13	34,7	25,2	43,5	5,95	17,15
M^1 M^2	Lo	26	21,1	19,0	23,6	1,13	5,36
	LP	26	7,8	5,8	11,3	1,30	16,67
	lo	26	21,3	19,2	22,9	0,95	4,46
	IP	26	37,2	26,9	52,6	6,32	16,99
M^3	L miht	13	22,1	19,5	24,5	1,39	6,29
	LP	13	9,3	8,0	11,1	0,88	9,46
	l miht	13	19,0	16,4	21,4	1,18	6,21
	IP	13	42,1	36,1	46,6	3,37	8,00

n : nombre de spécimens. × : moyenne. min : valeur minimale observée. max : valeur maximale observée. s : écart type. v : coefficient de variation (v = 100 s / x). Lo : longueur occlusale. LP : longueur du protocone. lo : largeur occlusale. IP : indice protoconique (100 LP / Lo). Lmiht : longueur à mi-hauteur de la couronne. lmiht : largeur à mi-hauteur de la couronne.

n : number of specimens. × : mean. min : minimal observed value. max : maximal observed value. s : standard deviation. v : coefficient of variation (v = 100 s / x). Lo : occlusal length. LP : protocone length. lo : occlusal width. IP : protocone index (100 LP / Lo). Lmiht : length at mid-crown. lmiht : width at mid-crown.

décrit par MARIN (1987) provenant du Pléistocène inférieur de Venta Micena (MARTINEZ NAVARRO, 1992) représente un Équidé très proche d'*E. hydruntinus* par la plupart de ses caractères mais de grande taille.

E. hydruntinus est connu depuis le Mindel-Riss à Lunel-Viel dans le sud de la France, où l'échantillon, particulièrement riche, a été attribué à la nouvelle sous-espèce *E. hydruntinus minor* (BONIFAY, 1991) à cause de la petite taille des os de son squelette. A Binagady (Azerbaïdjan), dans des dépôts dont l'âge pourrait être rissien, un matériel très riche montre aussi la présence d'un *E. hydruntinus* de petite taille (VERESCHAGIN & BARYSHNIKOV, 1980) mais plus svelte que celui de Lunel-Viel. Dans les Loess Anciens Inférieurs d'Achenheim (Riss), un MT III de très petite taille et très svelte, décrit par PRAT (1968) sous le nom d'*E. wernerti*, appartient probablement aussi à une forme d' *E. hydruntinus*. TSOUKALA (1991) a attribué à une nouvelle espèce, *E. petralonensis*, un Équidé récolté dans le Pléistocène moyen de Grèce qui ressemble à un grand *E. hydruntinus* mais n'atteint pas la taille de la forme de Venta Micena.

Il faut attendre le début du Würm, à Roterberg en Thuringe, pour trouver à nouveau des échantillons relativement riches d'*E. hydruntinus*. A Roterberg les dents jugales sont à peine plus grandes qu'à Lunel-Viel alors que les métapodes sont beaucoup plus longs, d'où

TABLEAU IX. — Mesures en millimètres des dents jugales inférieures d'*E. hydruntinus* de Prolom 2. n : nombre de spécimens.

Lower cheek teeth of E. hydruntinus *from Prolom 2 : measurements in millimeters.*

		n	x	min.	max.	s	v
P_2	L	19	26,6	22,1	28,8	1,82	6,84
	LF	19	11,6	6,8	14,7	1,76	15,17
	LDB	18	12,2	10,1	13,0	0,82	6,74
	l	19	12,5	9,7	14,2	1,08	8,65
	IDB	18	45,7	40,4	50,0	2,58	5,64
	IF	19	43,5	30,8	56,5	5,42	12,48
P_3 P_4	L	22	23,4	20,9	25,7	1,51	6,44
	LF	22	10,0	6,9	13,5	1,66	16,60
	LDB	21	14,1	12,0	15,5	1,07	7,61
	l	22	13,8	12,0	15,7	0,94	6,82
	IDB	21	60,2	52,2	66,0	3,73	6,20
	IF	22	42,7	32,4	54,7	5,71	13,38
M_1 M_2	L	21	21,6	18,3	24,0	1,35	6,24
	LF	21	6,8	5,2	9,2	0,89	13,12
	LDB	21	11,9	10,6	13,2	0,64	5,40
	l	21	12,3	10,7	13,6	0,76	6,13
	IDB	21	55,5	49,2	63,4	3,72	6,71
	IF	21	31,5	26,7	43,4	3,69	11,73
M_3	L	10	25,8	22,0	28,2	2,02	7,84
	LDB	10	10,8	9,3	11,9	0,90	8,31
	l	10	11,1	8,5	13,0	1,24	11,16
	IDB	10	41,9	35,8	53,2	4,48	10,67

× : moyenne. min : valeur minimale observée. max : valeur maximale observée. s : écart type. v : coefficient de variation (v = 100 s / x). Lo : longueur occlusale. LF : longueur du postflexide. LDB : longueur de la double boucle. lo : largeur occlusale. IDB : indice de la double boucle (IDB = 100 LDB / Lo). IF : indice postflexidique (IF = 100 LF / Lo).

n : number of specimens. × : mean. min : minimal observed value. max : maximal observed value. s : standard deviation. v : coefficient of variation (v = 100 s / x). Lo : occlusal length. LF : postflexid length. LDB : double knot length. lo : occlusal width. IDB : double knot index (IDB = 100 LDB / Lo). IF : postflexid index (IF = 100 LF / Lo).

l'impression de microdontie relative considérée comme typique de l'espèce (STEHLIN & GRAZIOSI, 1935). Il faut noter que cette microdontie est absente chez *E. hydruntinus minor* de Lunel-Viel et peu marquée à Binagady (autant qu'on puisse en juger par le petit nombre de dents mesurées) mais présente à Petralona et Venta Micena.

D'abondants échantillons d'*E. hydruntinus* ont été récoltés dans le Paléolithique moyen de Crimée (BATYROV & KUZMINA, 1991), notamment à Staroselie, dont nous avons pu examiner une partie du matériel.

Le diagramme de SIMPSON (fig. 5) établi à partir des données des tableaux VI et VII illustre nos observations. On y voit que les métapodes d'*E. hydruntinus* sont en général plus sveltes (rapports entre MC ou MT 1 et MC ou MT 11) que chez l'Onagre qui sert de ligne de référence, et qu'ils ont des diamètres antéro-postérieurs relativement plus forts (MC et MT 4).

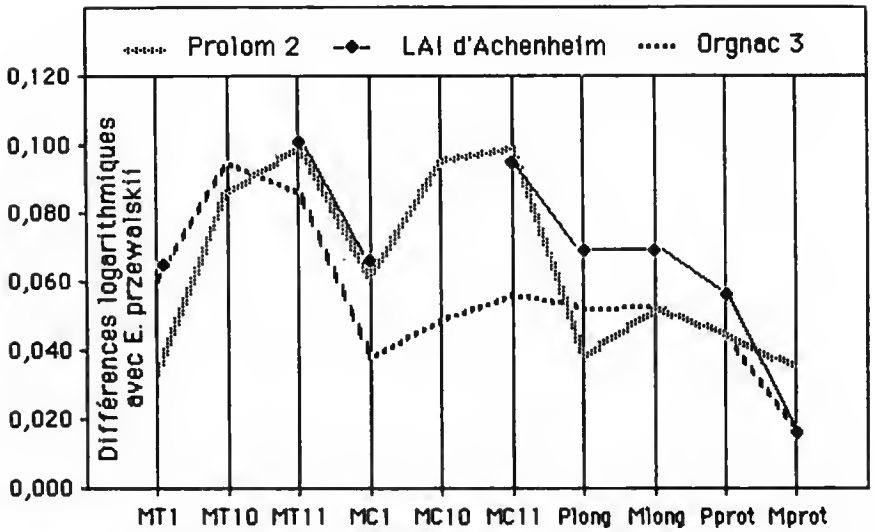


FIG. 4. — Diagramme des rapports (SIMPSON) comparant les proportions squelettiques et dentaires d'*E.* cf. *taubachensis* de Prolom 2 (Ukraine), des Chevaux rissiens des Loess Anciens Inférieurs d'Achenheim et d'Orgnac 3 (France) et d'*E. przewalskii* actuels (ligne de référence). (Abrév. : voir fig. 2.)

Ratio diagram comparing skeletal and dental proportions of E. *cf.* taubachensis *from Prolom 2 (Ukaine), of Rissian Horses from the Lower Old Loess of Achenheim and from Orgnac 3 (France), and modern* E. przewalskii *(reference line). MT1 and MC1 : average lengths of third metatarsals and metacarpals. MT10 and MC10 : average distal supra-articular widths. MT11 and MC 11 : average distal articular widths. Plong and Pprot : average occlusal and protocone lengths of upper P3 and P4. Mlong and Mprot : average occlusal and protocone lengths of upper M1 and M2. (Same abbr. as in fig. 2.)*

TABLEAU VI. — Mesures moyennes en millimètres des troisièmes métacarpiens (MC) et métatarsiens (MT) d'*E. hemionus onager* actuels et de divers *E. hydruntinus*.

Third metacarpals (MC III) and metatarsals (MT III) of modern E. hemionus onager *and various* E. hydruntinus *: average measurements in millimeters.*

	MC (1)	n	MC (11)	n	MC (4)	n	MT (1)	n	MT (11)	n	MT (4)	n
E. hem. onager	212,0	16	38,5	16	21,1	16	247,5	16	37,4	16	25,3	16
Lunel Viel	190,5	8	33,6	10	21,0	8	228,7	14	33,6	15	24,8	14
Achenheim LAI	-	-	-	-	-	-	235,0	1	33,0	1	-	-
Binagady	207,8	5	34,8	5	20,8	5	235,6	5	34,3	5	24,4	5
Roterberg	216,9	6	36,7	7	22,3	4	259,8	6	36,0	6	26,8	2
Prolom 2	-	-	37,3	1	-	-	-	-	35,0	1	-	-
Staroselie	214,1	21	37,7	21	22,0	21	251,0	5	36,7	7	27,0	5

n : nombre de spécimens. 1 : longueur. 11 : largeur distale articulaire. 4 : diamètre antéro-postérieur au milieu de la diaphyse.

n : number of specimens. 1 : length. 11 : distal articular width. 4 : depth at mid-diaphysis.

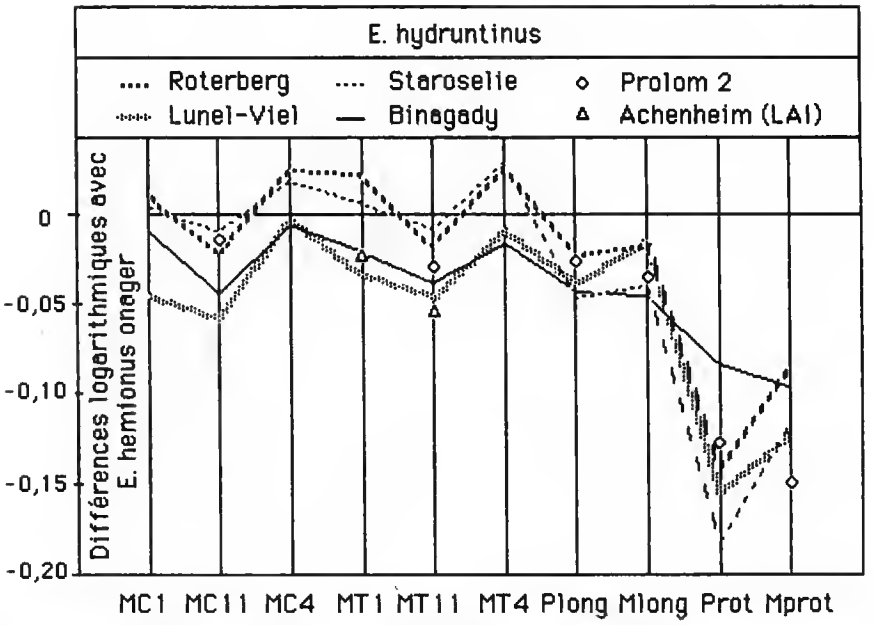


Fig. 5. — Diagramme des rapports (Simpson) comparant les proportions squelettiques et dentaires d'*E. hydruntinus* de Roterberg (Allemagne), Staroselie et Prolom 2 (Ukraine), de Binagady (Azerbaïdjan), Lunel-Viel et Loess Anciens Inférieurs d'Achenheim (France) et d'*E. hemionus onager* actuels (ligne de référence). (Abrév. : voir fig. 2.)

Ratio diagram comparing skeletal and dental proportions of E. hydruntinus *from Roterberg (Germany), Staroselie and Prolom 2 (Ukraine), Binagady (Azerbaidjan), Lunel Viel and Lower Old Loess of Achenheim (France) and of modern* E. hemionus onager *(reference line). (Same abbr. as in fig. 2.)*

Tableau VII. — Mesures moyennes en millimètres de P3P4 et M1M2 supérieures d'*E. hemionus onager* actuels et de divers *E. hydruntinus*.

Upper P3P4 and M1M2 of modern E. hemionus onager *and various* E. hydruntinus : *average measurements in millimeters.*

	P (L+l)/2	n	M (L+l)/2	n	P prot.	n	M prot.	n
E. hem. onager	25,6	47	23,0	48	11,4	47	11,0	48
Lunel Viel	23,4	11	22,2	14	8,0	11	8,3	14
Binagady	23,2	6	20,7	6	9,4	6	8,8	6
Roterberg	24,3	18	22,1	27	8,2	18	9,0	28
Prolom 2	24,1	13	21,2	26	8,5	13	7,8	26
Staroselie	23,0	5	21,0	11	7,5	5	8,4	11

n : nombre de spécimens. P (L+l)/2 et M (L+l)/2 : pour diminuer les effets de l'usure dentaire spécialement sensibles sur les petits échantillons, on a retenu comme mesures occlusales les moyennes des longueurs et largeurs. Pprot et Mprot : longueurs des protocones des P3P4 et M1M2.

n : number of specimens. P (L+l)/2 and M (L+l)/2 : in order to attenuate the influence of dental wear, specially pronounced in small samples, occlusal size is estimated by averaging occlusal lengths and widths. Pprot and Mprot : protocone lengths of P3P4 and M1M2.

Les formes würmiennes (Roterberg et Staroselie) ont en moyenne des métapodes plus grands que les formes plus anciennes (Lunel-Viel, Binagady, Loess Anciens Inférieurs d'Achenheim).

On remarque enfin que les protocones des P3 et P4 sont en moyenne plus courts que ceux des M1 et M2 à Lunel-Viel, Roterberg et Staroselie, alors que c'est l'inverse à Binagady et Prolom 2. Étant donné la pauvreté des échantillons, les différences ne sont sûrement pas significatives. Il est toutefois intéressant de noter que par ce caractère, les deux Équidés de Prolom 2 (*E.* cf. *taubachensis* et *E. hydruntinus*) semblent être des formes plutôt froides.

CONCLUSIONS

L'association d'un grand Cheval et d'un *E. hydruntinus* n'a rien de rare (FORSTEN, 1986). Mais à l'exception du Mindel-Riss de Lunel-Viel (BONIFAY, 1980 et 1991), les deux espèces sont rarement bien représentées. En ce qui concerne le Würm inférieur, Prolom 2 constitue un gisement exceptionnel par l'abondance des restes des deux espèces.

Un autre point mérite d'être signalé. En Europe occidentale, *E. hydruntinus* est parfois associé à *Saiga* : Riss III de l'Abri Suard, gisement de la Chaise en Charente (PRAT, 1968 : 276, 575), Magdalénien de Saint-Germain-la-Rivière, de Fontarnaud (PRAT, 1968 : 451, 470, 620, 625-627), du Roc de Marcamps (PRAT, 1968 : 467, 621-625 ; SLOTT-MOLLER, 1988) mais l'association est rare (STEHLIN & GRAZIOSI, 1935 ; BONIFAY & LECOURTOIS-DUCGONINAZ, 1976 ; BONIFAY, 1991). Il en a été conclu qu'*E. hydruntinus* marque une préférence, non seulement pour les climats secs mais aussi tempérés. Toutefois les deux espèces sont présentes à Prolom 2 où *Saiga* constitue même le fossile prédominant. Le couple *E. hydruntinus-Saiga* est en tête de liste faunique à Staroselie (VERESCHAGIN & BARYSHNIKOV, 1980) mais l'espèce prédominante est cette fois *E. hydruntinus* (plus de 17 000 restes) suivi par *Saiga* (plus de 400 restes). Les deux espèces sont moins fréquentes mais quand même présentes aussi dans le Moustérien de Chokurcha (VERESCHAGIN & BARYSHNIKOV, 1980). Il n'y a donc pas de réelle incompatibilité écologique entre les deux espèces, tout au moins au Paléolithique moyen en Crimée.

Remerciements

Nos remerciements vont d'abord à Iu KOLOSOV de l'Institut d'Archéologie de Kiev, pour nous avoir confié l'étude de son matériel d'Équidés provenant de la grotte de Prolom 2.

Nous sommes aussi heureux de pouvoir exprimer notre reconnaissance à tous ceux qui ont accueilli et aidé l'une d'entre nous (VE) en lui donnant accès aux collections lors de ses visites d'étude en Allemagne à Berlin (Paläontologisches Museum) et Weimar (Institut für Quartärpaläontologie), en Espagne à Orce (Museo Paleontologico) et Sabadell (Institut M. Crusafont), en France à Marseille (Laboratoire de Géologie du Quaternaire), en Hongrie à Budapest (Musée d'Histoire Naturelle) et en Russie à Moscou (GIN et PIN), et tout particulièrement à Mesdames M.-F. BONIFAY, I. A. DUBROVO, T. KUZNETSOVA et E. A. VANGENHEIM et à Messieurs A. K. AGADJANIAN, K. H. FISCHER, J. GIBERT, D. JANOSSY, H. D. et R. D. KAHLKE, B. MARTINEZ NAVARRO et L. MAUL. Nous remercions aussi sincèrement Madame E. TSOUKALA pour nous avoir communiqué ses données en partie inédites sur *E. petralonensis* ainsi que Madame A. FORSTEN et Monsieur PRAT pour leurs corrections, suggestions et compléments d'information, notamment en ce qui concerne la coexistence de *Saiga* et de *E. hydruntinus*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARYSHNIKOV, G. F., 1986. — La faune des Mammifères de la station moustérienne Prolom 2, Crimée montagneuse. Ve Conférence internationale de l'ICAZ., Bordeaux. (Résumé.)

— 1987. — Peshchernyi medved v Paleoliti Kryma. *Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, **168** : 38-65.

BARYSHNIKOV, G. F. & O. R. POTAPOVA, 1988. — Ptitsy srednevo Paleolita Kryma. *Trudy Zool. Inst. Akad Nauk SSSR*, **182** : 30-63.

BARYSHNIKOV, G. F. & O. R. POTAPOVA, 1992. — Paleolithic birds of the Crimean Peninsula, USSR. *Natl Hist. Mus., Los Angeles*, Sci. Ser., **36** : 293-305 (in volume 1991).

BATYROV, B. Kh. & I. E. KUZMINA, 1991. — Pleistotsenovyi osel *Equus hydruntinus* Regalia v Evrasii. Paleoteriologicheskie issledovania fauny SSSR. *Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, **238** : 121-138, 10 fig., 8 tabl.

BLACKWELL, B., H. P. SCHWARCZ & A. DEBENATH, 1983. — Absolute dating of Hominids and Palaeolithic artifacts of La Chaise-de-Vouthon (Charente), France. *J. Archeol. Sci.*, London, **10** : 493-513, 5 fig., 5 tabl.

BONIFAY, M.-F., 1980. — Le Cheval du Pléistocène moyen des Grottes de Lunel-Viel (Hérault) : *Equus mosbachensis palustris* n. ssp. *Gallia Préhist.*, Paris, **23** (2) : 233-281, 26 fig., 33 tabl.

— 1991. — *Equus hydruntinus* Regalia *minor* n. ssp. from the caves of Lunel-Viel (Hérault, France) *In* : Equids in the ancient world, Vol. II : Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients (R. H. MEADOW & H.-P. UERPMANN, ed.), Reihe A (Naturwissenschaften), Dr Ludwig REICHERT Verlag, Wiesbaden, **19** (2) : 178-216, 16 fig., 1 pl., 14 tabl.

BONIFAY, M.-F. & A. LECOURTOIS-DUCGONINAZ, 1976. — La faune des niveaux inférieurs de l'abri Cornille à Istres (Bouches-du-Rhône). Congrès Préhistorique de France, XXe session, Provence, 1974 : 228-247, 9 fig., 13 tabl.

DAVID, F., V. EISENMANN, C. FARIZY, M. GIRARD, R. GRÜN, V. KRIER & J.-C. MISKOVSKY, 1994. — Synthèse chronostratigraphique, *In* : Hommes et bisons du Paléolithique moyen à Mauran (Haute-Garonne) C. FARIZY, F. DAVID, J. JAUBERT *et al.*, Paris, éditions du CNRS (XXXe supplément à *Gallia Préhist.*).

EISENMANN, V., 1986. — Comparative osteology of modern and fossil Horses, Halfasses and Asses. *In* : Equids in the ancient world, Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients (R. H. MEADOW & H. P. UERPMANN, ed.), Reihe A, Wiesbaden : 67-116, 44 fig., 3 tabl.

— 1988. — Tentative typology and biostratigraphy of some middle and late Pleistocene Western European horses. *Il Quaternario*, Torino, **1** (2) : 103-109, 2 fig.

— 1991. — Les Chevaux quaternaires européens (Mammalia, Perissodactyla). Taille, typologie, biostratigraphie et taxonomie. *Geobios*, **24** (6) : 747-759, 5 fig., 3 tabl.

EISENMANN, V., R. ADROVER, E. MOISSENET & C. MOURER-CHAUVIRÉ, 1993. — Le Cheval de Monteagudo del Castillo (Province de Teruel, Espagne). *Paleontologia i Evolucio*, Sabadell 1989-1990, n° 23 : 239-252, 6 fig., 2 pl., 5 tabl.

EISENMANN, V., E. CRÉGUT & A.-M. MOIGNE, 1985. — *Equus mosbachensis* et les grands Chevaux de la Caune de l'Arago et de Lunel-Viel : crâniologie comparée. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e série, section C, **7** (2) : 157-173, 5 fig., 2 tabl.

EISENMANN, V. & F. DAVID, 1990. —Les chevaux des niveaux XI et Xb-c de la grotte du Renne à Arcy-sur-Cure (Yonne). Paléolithique moyen récent et Paléolithique supérieur ancien en Europe. Actes du Colloque International de Nemours, 1988. *Mém. Mus. Préhist. Ile France*, **3** : 325-328, 2 fig., 5 tabl.

EISENMANN, V. & F. DAVID, 1994. —Le Cheval de Mauran (Haute-Garonne) : stade de transition évolutive entre *Equus taubachensis* et *E. germanicus* ? *In* : Hommes et bisons du Paléolithique moyen à Mauran (Haute-Garonne), C. FARIZY, F. DAVID, J. JAUBERT *et al.*, Paris, éditions du CNRS (xxxe supplément à *Gallia Préhist.*).

FORSTEN, A., 1990. — Old World « Asses ». *Quartärpaläontol.*, Berlin, **8** : 71 — 78, 6 fig.

HAUSMAN, R. & K. BRUNNACKER, 1988. — U-series dating of Middle European travertines. L'Homme de Néanderthal, vol. 1, La Chronologie, Liège : 47-51, 4 réf. bibl.

HEINRICH, W. D., 1990*a* — Some aspects of evolution and biostratigraphy of Arvicola (Mammalia, Rodentia) in the Central European Pleistocene. *Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arvicolids*, Praha : 165-182, 8 fig., 60 réf. bibl.,

— 1990*b* — Review of fossil arvicolids (Mammalia, Rodentia) from the Pliocene and Quaternary in the German Democratic Republic. *Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arvicolids*, Praha : 183-200, 5 fig., 121 réf. bibl.

JANOSSY, D., 1986. — Pleistocene Vertebrate Faunas of Hungary. *Akademiai Kiado*, Budapest, 208 p., 48 fig., 3 pl., 3 tabl.

KOLOSOV, Iu. G., 1986. — Akkajskaya moustierskaya kultura. Kiev. *Naukova dumka*, 224 p.

KUZMINA, E., 1980 — Late Pleistocene broad-toed horse of the upper Don. *Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR.*, **93** : 91-118, 16 fig., 13 tabl. Léningrad. (En russe.)

MARIN, M., 1987. — *Equus stenonis granatensis* en el Pleistoceno inferior de Venta Micena (Granada, España). *Paleontol. Evol.*, Mem. Esp., 1 : 255-282, 18 fig., 33 tabl.

MARTINEZ NAVARRO, B., 1992. — Revision sistematica de la fauna de macromamiferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada, España). *In* : Presencia humana en el Pleistoceno Inferior de Granada y Murcia. (J. GIBERT, ed.) : 21-85, 23 fig., 34 pl., 9 tabl.

PRAT, F., 1968. — Recherches sur les Équidés pléistocènes de France. Thèse de Sciences naturelles : Faculté des sciences de Bordeaux, 4 vol., 662 p., 149 fig., 126 tabl.

SIMPSON, G. G., 1941. — Large pleistocene felines of North America. *American Museum Novitates*, **1136** : 1-27, 11 fig., New York.

SLOTT-MOLLER, R., 1988. — Contribution à l'étude d'un gisement préhistorique : l'exemple du Roc de Marcamps. D.E.S., Bordeaux 1.

STEHLIN, H. G. & P. GRAZIOSI, 1935. — Ricerche sugli Asinidi fossili d'Europa. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse* **56** (3) : 1-73.

TSOUKALA, E., 1991. — Contribution to the study of the Pleistocene fauna of large mammals (Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla) from Petralona Cave (Chalkidiki, N. Greece). Preliminary report. *C. r. Acad. Sci.* Paris, **312**, série II : 331-336, 2 tabl.

VERESCHAGIN, N. K. & G. F. BARYSHNIKOV, 1980. — Mlekopitajuschie predgornogo severnogo Kryma v epokhu paleolita. *Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR., Lening.*, 93 : 26-49, 5 fig., 8 tabl., 3 fig. h.t., 3 pl.

Manuscrit reçu le 3 mai 1994.
Manuscrit révisé reçu le 10 juillet 1994.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (1995),
section C, n° 2-4 : 349-381.

Le bison (Bovidae, Artiodactyla) du Pléistocène moyen ancien de Durfort (Gard, France)

par Jean-Philip BRUGAL

Résumé. — Le gisement de Durfort (Gard, France) est célèbre pour la découverte d'un squelette entier d'éléphant méridional, associé à d'autres mammifères et à des restes de flore, daté du Pléistocène moyen ancien. L'étude des restes de bison porte sur cinq individus des deux sexes et une description morphométrique détaillée est présentée. Les caractéristiques des chevilles osseuses, mandibules et métapodes permettent une attribution à *Bison schoetensacki*. Une comparaison élargie, regroupant les derniers *Leptobos* villafranchiens et les premiers *Bison priscus*, ainsi que les divers spécimens de *B. schoetensacki* connus en Europe occidentale est donnée. Elle permet une meilleure définition taxonomique et chronologique du groupe *schoetensacki*, et soulève des problèmes de systématique et de phylogénie sur certaines populations du sud de l'Europe.

Mots-clés. — Mammalia, Bovidae, Pléistocène, France, morphologie, biométrie.

Abstract. — *The bison (Bovidae, Artiodactyla) from the Early Middle Pleistocene of Durfort (Gard, France).* The site of Durfort in southern France (Gard) became famous at the end of the last century with the discovery of a complete skeleton of *Mammuthus meridionalis*. This specimen was associated with others large mammals (hippopotamid, rhinocerotid, bovid, equid, cervid, canid) and numerous plant remains. The whole material, mammals and plants, is assignable to an Early Middle Pleistocene age, during a climatic temperate episod (interglacial). The study of the remains of this bison population is presented together with a morphometric analysis of all the preserved skeletal elements for the five individuals of both sexes. Their taxonomic assignment is possible considering the morphological characters of the horn-cores, the mandibles and the metapodials. They suggest a systematic position of the Durfort specimen near the *Bison schoetensacki* 'group'.

A large comparative analysis is conducted between the last Villafranchian *Leptobos* (Early Pleistocene), the first populations of *Bison priscus* (Middle Pleistocene) and the diverse but scarce elements of *Bison schoetensacki* from Western Europe. This analysis allows a better taxonomic and chronologic definition of the *B. schoetensacki* group. *Bison schoetensacki* is a characteristic species of the Middle Pleistocene and disappeared at the end of this time. The taxonomic position of some populations cannot be determined with certainty, they are probably intermediate between *Leptobos* and the *B. schoetensacki* group. *Leptobos* coud have survived until the beginning of the Middle Pleistocene in some endemic areas as in Spain (Venta Micena ?), in southern (Venosa ?) and northern Italy (upper Valdarno), and in southern France (La Sartanette). The systematic position of the specimens from Pirro Nord (Italy) and Sanzeilles (France), usually referred to the genus *Bison*, is now questionable owing to their intermediate size. These small populations are tentatively referred to the sub-genus *Eobison*. The populations of *Bison schoetensacki* seem synchronous with the large outstanding turnover of the end of the Early Pleistocene. It is at that time that true quaternary association of mammals are considered to occur in Western Europe.

Keywords. — Mammalia, Bovidae, Pleistocene, France, morphology, biometry.

J.-Ph. BRUGAL, *Laboratoire de Géologie du Quaternaire, CNRS, Campus de Luminy, Case 907, 13288 Marseille CEDEX 9, France.*

Le gisement de Durfort, situé à Sauve dans le Gard, a été inventé en 1869 par CAZALIS DE FONDOUCE qui effectua des fouilles dans les couches limoneuses de cet ancien lac ou marécage (CAZALIS DE FONDOUCE, 1870, 1900). Celles-ci amenèrent en particulier la découverte d'un squelette complet, en connexion anatomique, d'un éléphant méridional qui devint rapidement une « vedette » (TORREVICO, 1873 ; GARRIGOU, 1874) et qui est depuis presque un siècle, exposé dans la galerie de Paléontologie et d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle (GAUDRY, 1893). Les fouilles, poursuivies de 1873 à 1875 (GERVAIS, 1874, 1875, 1877) dans les couches ligniteuses intercalées dans les limons (SAPORTA, 1894), apportèrent de nouveaux éléments : six autres espèces de mammifères et de nombreux restes d'amphibiens, poissons (brochet), mollusques, ainsi que des éléments de flore (troncs d'arbres, fruits, empreintes de feuilles).

Le remplissage sédimentaire de Durfort a fait l'objet d'un sondage en 1969 qui a atteint 21,70 m et permis de préciser la stratigraphie et l'âge du gisement (BONIFAY & PONS, 1972). Une succession de marnes plus ou moins riches en débris organiques (végétaux) et en apport sableux ou argileux résultent d'une action fluviatile et marécageuse ; ce milieu a constitué un piège naturel pour les mammifères dont certains squelettes se retrouvent en connexion anatomique. Le cachet tempéré des faunes et des flores, leurs caractéristiques, désignent une période nettement interglaciaire attribuée au Pléistocène ancien.

CONTEXTE FAUNIQUE ET FLORISTIQUE : CHRONOLOGIE

A côté du fameux squelette, trois autres individus de *Mammuthus meridionalis* furent trouvés, ainsi qu'un hippopotamidé (NMI = 4), un rhinocérotidé (NMI = 1), un équidé (NMI = 1), un cervidé (NMI = 4), un canidé (NMI = 1) et enfin un bovidé (NMI = 5). Jusqu'à présent seuls les restes de proboscidiens, rhinocérotidés et hippopotamidés ont fait l'objet de travaux récents qui ont permis de préciser leur statut taxonomique ainsi que la position chronologique du gisement. L'éléphant représente la première espèce eurasiatique de la lignée évolutive du genre *Mammuthus* qui fait son apparition au Pléistocène inférieur : *M. meridionalis* (OSBORN, 1942 ; BEDEN, 1976). Les sujets de Durfort correspondent à un stade évolué (chronosub-species ou chronodème ?) comparable à celui des sites de Malouteyre, Saint-Prest... Un autre stade, plus ancien, regroupe les spécimens de Saint-Vallier, Chilhac, Senèze (tous ces sites se trouvent dans le Massif central). L'espèce disparaît un peu avant le Cromérien (BEDEN, 1976). Les quelques restes de rhinocéros ont été rapportés à *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* (GUÉRIN, 1980). Cette sous-espèce apparaît dans la zone 20, première biozone du Pléistocène moyen, et disparaît dans la partie supérieure de la zone 22 (biozonation de GUÉRIN, 1982). Le gisement de Durfort appartient à la zone 20 avec les gisements de Sainzelles, Soleilhac, Saint-Prest, Le Vallonnet, Valdarno terminal (ou supérieur) et la partie inférieure de Mosbach (GUÉRIN, 1980 : 613). L'hippopotame de Durfort, connu par de nombreux restes d'adultes et de jeunes, a été décrit initialement comme *H. amphibius major* puis, après révision, a été rapporté à *H. incognitus* (FAURE, 1985) ; cette espèce est présente depuis le Pléistocène moyen (Mosbach 1, Le Vallonnet, Isernia-la-Pineta, Venosa-Loreto...) jusqu'au Pléistocène supérieur (début du dernier glaciaire ; Barrington, Grimaldi...). Les autres mammifères n'ont

jamais été étudiés auparavant, notamment les restes de grands bovidés qui font l'objet de ce travail.

La paléoflore de Durfort, macrorestes et microrestes, présente une dominante arbustive avec *Zelkova ungeri, Z. ultima, Parrotia pristina, Quercus farnetto, Q. lusitanica, Q. pseudosuber; Pinus* sp., *Fagus microphylla, Carya, Pterocarya, Tsuga* (SAPORTA, 1894 ; BONIFAY & PONS, 1972 ; SUC, 1976). Cette végétation est celle d'un climat de type interglaciaire pour toute l'épaisseur du dépôt. Le climat était donc tempéré humide avec des influences méditerranéennes (*Pinus, Quercus*). L'absence d'éléments tertiaires (*i.e.* taxodiacés) et la présence des trois derniers taxons exotiques indiquent un âge Pléistocène inférieur (« gunz-mindel »).

Le gisement de Durfort constitue un gisement de référence important en Europe méridionale, utilisé dans différentes échelles biostratigraphiques. Les associations fauniques et floristiques permettent de le situer dans la période de transition du Pléistocène inférieur au Pléistocène moyen, qui voit la disparition des éléments villafranchiens au profit d'espèces plus typiquement pléistocènes. Cette période, située entre 1 et 0,5 M.a., correspond aux zones 20 et 21 de GUÉRIN (1982), aux faunes de transition selon BONIFAY (1980), ou au « end-villafranchian dispersal event », soit le début des faunes galériennes (= cromériennes) suivant AZZAROLI (1983). Le gisement de Durfort se placerait dans la première partie de cette période appelée Pléistocène moyen ancien, avec les sites du Vallonnet et de Soleilhac (France), de Mauer, Mosbach I, Voigstedt et Süssenborn (Allemagne), du Cromer Forest bed (Angleterre) et de Venosa-Loreto (Italie).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Le matériel conservé au Muséum national d'Histoire naturelle comprend 115 restes essentiellement post-crâniens regroupant un nombre minimal de cinq individus, dont un jeune adulte (chevilles osseuses) ; tous ont le sigle de DUR- pour Durfort (tabl. I). Les ossements sont bien fossilisés avec une minéralisation donnant une couleur gris-violet sombre à noirâtre (« bitumineux ») avec des imprégnations d'oxydes (fer, manganèse...) ; ces données correspondent bien à un milieu réducteur, riche en matière organique, tel que l'on peut se représenter un marécage. Beaucoup de pièces squelettiques sont marquées « Durfort ? » mais leur appartenance ne fait aucun doute eu égard à la fossilisation, la coloration et les remontages effectués ; il faut cependant signaler des éléments paraissant moins fossilisés, de couleur plus claire qui ne s'intègrent pas dans ce matériel (métacarpe gauche DUR-118 ; astragale droit DUR-047 ; tibia gauche DUR-109). De même, il existe sept spécimens (2 astragales, 2 calcanéums, 1 cubonaviculaire, 1 tibia, 1 humérus) de plus petite taille que l'ensemble et de morphologie différente (qui rappelle celle d'un cervidé).

Les restitutions articulaires (élément d'un même côté) et les appariements (éléments des deux côtés) ont été effectuées, en particulier pour les os du membre antérieur. Les mesures sur les os longs prennent en compte la totalité du matériel, même s'il s'agit d'un élément droit et gauche d'un même individu. Toutefois, cela n'a pas été fait pour les phalanges que nous avons pu apparier entre latérales et médiales (14 appariements) et seules les mesures d'une phalange dans les couples constitués seront données. La connexion avec les métapodes n'a pas été tentée. Les ossements sont en excellent état, généralement entiers, et il a été possible de distinguer cinq individus, classés en deux mâles, deux femelles et un indéterminé. Il y a presque deux fois plus

TABLEAU I. — Inventaire descriptif du matériel du bison de Durfort.

	NR	G	D	NMI	Descriptif (G ; D)			
Chevilles osseuses	4	2	2	2	1 adulte (n° 002;001) et 1 jeune (n° 228			
Hémi-mandibules	2	1	1	2	003) ; 2 adultes âgés (n° 160;235)			
					Mâle	Mâle	Femelle	Femelle
Radius	3	2	1	2	103;014	241; -		
Ulna	1	1	0	1		242; -		
Scaphoïde	7	3	4	4	085;082	086;017	091;078	- ;080
Semi-lunaire	5	2	3	3	079;084	089;077	- ;090	
Pyramidal	4	2	2	2	087; -		088;081	- ;092?
Capitato-trapézoïde	7	2	5	5	062;064	065;016	- ;059	- ;070
Unciforme	7	3	4	4	069; -	067;068	063;058	066; -
Pisiforme	1	0	1	1				
Métacarpe	6	4	2	4	105;104	107;010	?106; -	?108; -
Total antérieur	41							
Tibia	3	2	1	2				
Astragale	6	3	3	3	- ;044	- ;045		
Calcanéum	6	4	2	4	- ;041	- ;042		
Cubonaviculaire	4	1	3	3	- ;046	- ;048		
Métatarse	4	3	1	4	G, M =n° 009, 008/G,F= n° 007/D,F=040			
Total postérieur	23							
Sous-total	70	35	35					
Phalange I	14				4 appariements et 6 Ph isolées			
Phalange II	15				5 appariements et 5 Ph isolées			
Phalange III	16				5 appariements et 6 Ph isolées			
TOTAL	115			5				

M = mâle ; F = femelle ; NR = nombre de restes ; G = gauche ; D = droite ; NMI = nombre minimal d'individus.

d'éléments du membre antérieur que du postérieur, mais les phalanges n'ont pas été distinguées suivant ce critère. Il semble évident, également à partir des observations faites autrefois (GERVAIS, *op. cit.*) que les animaux étaient complets. Cependant, des marques de griffures sont visibles sur quelques os (mandibule DUR-160 ; phalange I DUR-73, 015 ; phalange II DUR-049) ; une désorganisation postmortem due à un prédateur charognard n'est pas à écarter.

DESCRIPTIONS ET COMPARAISONS

Les grands bovidés de Durfort appartiennent au genre [1] *Bison* H. Smith, 1827, et avant d'aborder la description de ce matériel, nous rappellerons brièvement les différences morphologiques avec le genre voisin *Bos* Linné, 1758 (BRUGAL, 1983 ; 1984-85) pour les principales

1. Certains auteurs (GENTRY, GROVES...) considèrent *Bos* et *Bison* (avec *Bibos* et *Poephagus*) comme des sous-genres d'un genre unique *Bos* ; les critères d'ordre sérologique, caryologique, mixiologique et morphologique d'espèces actuelles semblent conforter ce point de vue (cf. BRUGAL, 1984-85), qui exigerait cependant une discussion plus poussée. Pour des raisons à la fois phylétiques et de commodité de langage, nous parlerons ici des genres *Bos* et *Bison*.

pièces. Les chevilles osseuses sont courtes, ne décrivent pas une courbe hélicoïdale et leur section n'est pas pleinement circulaire comme on l'observe chez *Bos*. L'extrémité proximale du radius présente une morphologie caractéristique de *Bison* : relief latéral d'insertion moins développé et en position plus basse que chez *Bos*, faible rentrant concernant la soudure avec l'ulna, bord médial épais surplombant une cavité étendue du muscle biceps brachial ; les crêtes antéro-distales sont bien marquées et délimitent des sillons d'extension larges. Les métapodes présentent une morphologie distale typique de *Bison* avec des tubercules sus-articulaires développés créant des bords sub-parallèles pour les condyles distaux ; ils n'ont pas l'aspect divergent des extrémités de *Bos*. Les surfaces d'articulation proximale du métacarpe n'ont pas l'allure quadrangulaire comme chez *Bos* ; la crête séparant les deux surfaces se poursuit postérieurement. La zone située juste sous la surface médiale, face postérieure, présente une concavité bien marquée alors qu'elle forme un méplat continu chez *Bos*. Les facettes antérieures de l'extrémité proximale du métatarse sont confluentes et possèdent un bord commun allongé, alors que ces facettes sont séparées et ne se touchent que rarement chez *Bos*. L'extrémité distale du tibia montre des facettes articulaires malléolaires largement séparées ; la facette antérieure est circulaire et bombée, souvent rejetée vers la face antérieure ; elle domine la facette postérieure. Ces surfaces sont le plus souvent confluentes et d'égale hauteur chez *Bos*. Nous citerons pour finir la forme du sillon séparant les surfaces articulaires postérieures de l'astragale qui est régulièrement concave et typique de *Bison* ; sur le calcanéum le sustentaculum tali est allongé et courbe alors qu'il est court et comprimé chez *Bos* ; il n'y a pas de méplat postéro-latéral comme on l'observe sur les calcanéums de *Bos*.

Une caractéristique importante des bovinés concerne l'existence d'un dimorphisme sexuel très prononcé : les différences métriques entre mâles et femelles sont souvent statistiquement hautement significatives (*i.e.* BRUGAL, 1984-85 : tabl. 7). Cette observation prend toute sa valeur quand il s'agit de comparer des populations, et en fait plus fréquemment quelques individus, issus de divers gisements. Il convient de garder une certaine prudence interprétative lorsqu'il n'est pas possible de quantifier ce dimorphisme (*i.e.* différence mâle / femelle), ni de fixer l'âge des individus.

Le cadre systématique général pour les bisons actuels et pour les genres fossiles du Pléistocène d'Europe occidentale est le suivant :

Ordre ARTIODACTYLA Owen, 1848

Sous-ordre RUMINANTIA Scopoli, 1777

Super-famille BOVOIDEA Simpson 1931 (= *Tauroidea* Frechkop, 1955)

Famille BOVIDAE Gray 1821 (= *Cavicornia* Illiger, 1811)

Sous-famille BOVINAE Gill, 1872

Tribu BOVINI Simpson, 1945

Genre **BISON** H. Smith, 1827

L'origine et l'histoire évolutive du genre *Bison* sont encore peu connues, notamment en ce qui concerne les premiers peuplements en Europe de l'Ouest. Les plus vieux représentants

proviennent du Pliocène terminal d'Asie : *B. sivalensis* (Pinjor, Inde) et *B. paleosinensis* (Nihowan, Chine) et du Caucase : *B. tamanensis* ; ceux-ci ont été regroupés dans le sous-genre *Eobison* (FLEROW, 1979). Par la suite deux lignées évolutives de bison vont se succéder en Europe occidentale. La première est caractérisée par des animaux de taille modeste présentant encore des caractères crâniens primitifs avec des chevilles osseuses courtes et massives ; il s'agit du type *schoetensacki* Freudenberg, 1910 regroupant *B. voigtstedtensis* (Pléistocène ancien final de Voigtstedt en Allemagne ; Cromer Forest bed anglais), *B. schoetensacki lagenocornis* et *B. s. schoetensacki* (sous-espèces chronologiques du Pléistocène moyen, respectivement des sites de Süssenborn et de Mauer en Allemagne). Les différences morphologiques entre ces espèces/sous-espèces reposent essentiellement sur les crânes et la taille relative (FLEROW, 1979) ; si *B. voigtstedtensis* paraît plus primitif et de plus petite taille, la différence entre *lagenocornis* et *schoetensacki* (taille petite à grande !) ne nous semble pas convaincante et la séparation sous-spécifique ne sera pas prise en compte ici. L'autre groupe représente la lignée évolutive du bison des steppes, *B. priscus* Bojanus, 1827, différent par sa taille et ses chevilles osseuses plus longues que celles du groupe précédent et qui est mieux connu ; trois chrono-sous-espèces ont été distinguées durant le Pléistocène moyen et supérieur, couplées avec l'existence de deux écotypes (BRUGAL, 1984 ; 1991) ; *B. priscus* est l'ancêtre de l'actuel bison européen *B. bonasus* et du bison américain *B. bison*.

Il faut signaler la découverte de restes de grand bovidés dans des dépôts du Pléistocène inférieur final d'Italie : Pirro Nord (DE GIULI *et al.*, 1986 ; 1990), et d'Espagne : Venta Micena (MOYA-SOLA, 1987). Ce matériel de petite taille, est rapporté à un *Bison* archaïque peut-être proche d'*Eobison* et constitue la première apparition du genre en Europe occidentale. Ces gisements à *Allophaiomys pliocaenicus*, espèce donnant son nom à la biozonation établie sur les microfaunes (*cf.* CHALINE, 1972), sont antérieurs aux gisements cités plus haut (AGUSTI *et al.*, 1987) ; ils correspondent à la première manifestation du grand changement faunique (« turnover ») marquant la fin du Villafranchien (DE GIULI *et al.*, 1990) qui serait compris entre environ − 1,4 et − 1 M.a. Les sites de Sainzelles et de Peyrolles (Massif central) pourraient appartenir à la même période.

L'intérêt du matériel de Durfort, sa relative richesse, la bonne conservation des spécimens ainsi que son âge ancien, m'ont incité à fournir une description morphologique, métrique et iconographique la plus complète possible. Les populations de *Bison* du Pléistocène inférieur et moyen sont rares en Europe et les éléments de comparaison désignent des séries souvent peu nombreuses, limitant d'autant les interprétations ; seuls les chevilles osseuses, la mandibule et les métapodes peuvent actuellement faire l'objet de comparaisons.

CHEVILLES OSSEUSES (tabl. II, fig. 1, pl. I)

Quatre chevilles correspondent à deux individus. La première paire (DUR-001, DUR-002) est celle d'un sujet adulte. Elles conservent une partie du pédicule avec le col du processus cornual ; la présence d'une gouttière située à la base inférieure de ce col, longeant la ligne temporale, permet de positionner les deux chevilles suivant le côté. Ce sont des chevilles massives, relativement courtes et peu courbées, dont les pointes manquent mais qui ne devaient pas dépasser 300-320 mm de long. Elles présentent de forts sillons longitudinaux ou cannelures, profonds et déterminant des bords aigus, accusés dans le dernier tiers inférieur ou ventral

TABLEAU II. — Dimensions (en mm) des chevilles osseuses du bison de Durfort (numéros de A. VON DEN DRIESCH, 1976).

N° Driesch	Chevilles osseuses	n° 002 - G	n° 001 - D	n° 228 - G ?	n° 003 - D ?
-	L. courbure sup.	>230	>220	255	>220
47	L. courbure inf.	>290	>270	±350	>270
-	L. bord ant.	>280	>255	-	-
-	L. bord post.	>280	>260	±285	>225
44	Circonférence min. :				
	pédicule	260	260	-	-
	à la base	270	275	-	-
	à 10 cm	210	210	195	190
	à 20 cm	185	190	130	125
45	Diamètre ant.-post. :				
	pédicule	83,50	79,00	-	-
	à la base	89,50	88,50	-	-
	à10 cm	74,00	75,50	68,50	67,00
	à 20 cm	59,00	57,50	43,00	43,00
46	Diamètre dors.-ventr. :				
	pédicule	74,50	73,50	-	-
	à la base	80,00	86,30	-	-
	à 10 cm	56,50	56,50	51,00	52,50
	à 20 cm	55,00	50,00	34,00	34,50
	INDICES :				
46/45 à la base		89,39	97,51	-	-
46/45 à 10 cm		76,35	74,83	74,45	78,36
46/45 à 20 cm		93,22	86,96	79,07	80,23

(environ 8 grosses cannelures) ; la zone immédiatement antérieure, faces inférieure et supérieure, montre une plage lisse. En vue frontale, le départ des chevilles est plus ou moins rectiligne ; elles se renflent légèrement pour se rétrécir par la suite et subissent une torsion aux deux tiers (« twist ») vers l'avant, puis la fin semble à nouveau s'orienter vers l'arrière. En vue postérieure (nuchale), elles se dirigent légèrement vers le bas pour se redresser aux deux tiers et se recourber vers le haut et l'arrière. Un rétrécissement important est visible au tiers, particulièrement net sur la face inférieure qui marque une légère concavité. Les bords des chevilles, vers le pédicule, montrent un relief en surplomb ; la section à ce niveau décrit un ovale dissymétrique : légèrement convexe sur la face supérieure, un peu plus aplati face inférieure, large et convexe vers l'arrière et, étroit avec un léger pincement sur le bord antérieur. Vers la moitié des chevilles, la section devient plus triangulaire avec le bord postérieur qui s'aplanit ; vers le 2/3 distal, la section est sub-circulaire avec les profondes cannelures découpant sa face postérieure et semble de nouveau s'aplatir à sa terminaison (elliptique).

La deuxième paire, DUR-003 et DUR-228 (pl. I, 2) diffère considérablement par sa très forte courbure : nous l'interprétons comme les chevilles d'un sujet plus jeune, n'ayant pas encore atteint son plein développement. Ces chevilles ont cependant des longueurs similaires, sinon plus fortes, que l'individu précédent : peut-être s'agit-il d'un jeune mâle alors

que l'autre sujet appartient à une femelle adulte qui possède généralement des chevilles osseuses plus réduites. Les pointes sont présentes et semblent se diriger vers l'arrière ; mais la cassure de ces chevilles, au ras du processus cornual, empêche de fixer précisément le côté. La morphologie (direction, section, cannelures) est comparable dans ses grandes lignes à la description donnée auparavant, excepté l'absence de véritable torsion, confirmant la jeunesse de cet individu.

Les dimensions des quatre chevilles sont données dans le tableau II. Les indices concernant les diamètres sont homogènes entre les paires et les deux individus lorqu'ils sont pris à 10 cm de la base des chevilles, alors qu'ils sont très différents pour le même individu adulte à la base et, dans une moindre mesure, à 20 cm de celle-ci.

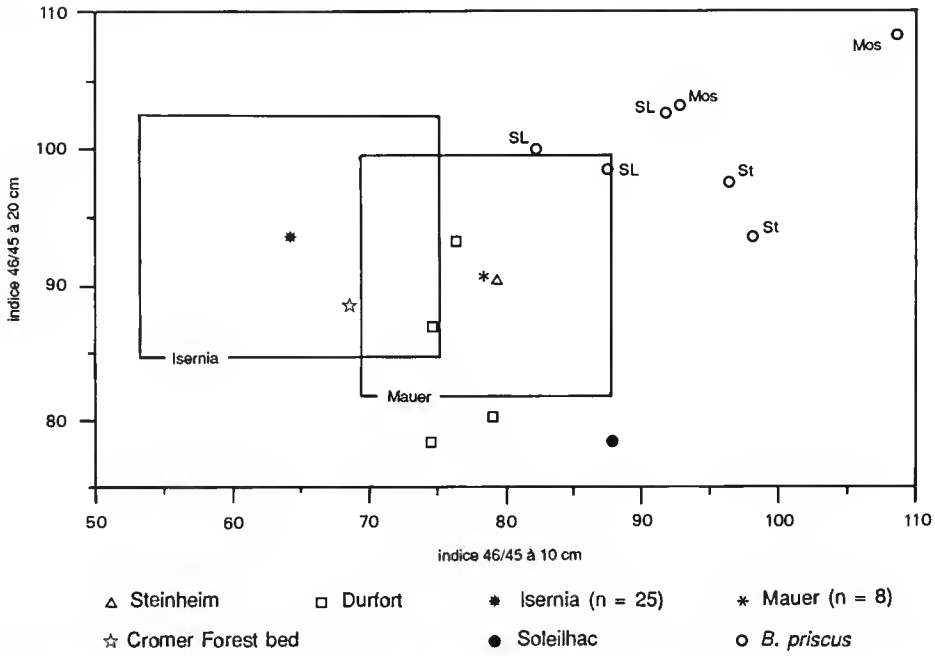


FIG. 1. — Comparaison des indices de chevilles osseuses de différentes populations de *Bison* (données : tabl. III).

Le bison de Durfort présente par ses chevilles osseuses toutes les caractéristiques du type *schoetensacki*, telles que FLEROW (1975 ; 1979) les a décrites : chevilles relativement courtes et massives, se rétrécissant de la base vers les pointes (parfois en forme de « bouteille » chez *B. s. lagenocornis*) ; elles sont fortement aplaties à la base (plus nettement chez les mâles) et présentent un diamètre circulaire dans les 2/3 distaux ; faiblement spiralées, la courbure est faible dans le tiers inférieur, elles s'orientent vers l'avant puis vers le haut ; le dernier tiers est légèrement dirigé vers l'arrière ; les cannelures sont marquées surtout ventralement. Les autres caractères sont décrits en fonction du crâne occipital qui manque sur les pièces de Durfort, comme sur de nombreuses autres séries (Cromer Forest bed, Soleilhac, Sainzelles...). Les chevilles osseuses de *B. priscus* sont plus longues et un peu plus graciles, avec une base plus ovalaire (mâle) à circulaire (femelle), sans rétrécissement vertical et sans amincissement brusque

selon la longueur ; les cannelures, quoique variables en nombre et profondeur, sont plus longues et réparties sur toute la surface. La morphologie des chevilles osseuses de Durfort est comparable à celle du matériel que nous avons pu examiner : de Soleilhac (bien que la base, incomplète, semble sub-circulaire), de Voigstedt, Mauer (certains spécimens ont une face inférieure avec une concavité marquée), de Steinheim, du Cromer Forest bed, et correspond bien à la description donnée par SALA (1987) sur le matériel d'Isernia-la-Pineta ; notons que cette morphologie n'est pas sans rappeler les chevilles osseuses de bovinés asiatiques (*Bibos, Poephagus*).

Les variations de courbure, de direction et de longueur sont trop importantes selon le sexe et l'âge, et entre les différentes espèces de *Bison*, pour être utilisées dans les diagnoses. La section des chevilles osseuses (fig. 1) paraît plus pertinente car elle montre l'aplatissement plus prononcé chez *B. schoetensacki* comparée à des spécimens de *B. priscus* d'âge analogue (Mosbach I : Pléistocène moyen ancien), ou plus récent (Steinheim : Pléistocène moyen récent ; San Lorenzo : Pléistocène supérieur) (tabl. III). Il faut noter que les indices des chevilles osseuses de Durfort s'accordent bien avec ceux des pièces de Soleilhac, Mauer et Steinheim, alors que les indices obtenus sur la population d'Isernia ont des valeurs nettement plus faibles (fig. I) ; ces différences sont suffisantes pour être d'ordre sous-spécifique.

TABLEAU III. — Indices des chevilles osseuses de *Bison* (indice 46/45 : voir tableau II).

	INDICE 46/45			
	base	10 cm	20 cm	Institut/auteur
B. schoetensacki				
Durfort-002	89,39	76,35	93,22	MNHN Paris
Durfort-001	97,51	74,83	86,96	MNHN Paris
Durfort-228	-	74,45	78,36	MNHN Paris
Durfort-003	-	79,07	80,23	MNHN Paris
Soleilhac-87	89,15*	87,82	78,43	MNHN Paris
Steinheim	83,05	79,27	90,36	MNL Stuttgart
Voigtsted-2478 D.	89,65	-	-	d'après Fisher, 1965
Voigtsted-2478 G.	87,50	-	-	d'après Fisher, 1965
Isernia (n=25)	63,43±10,85	64,16±10,73	93,61±8,55	d'après Sala, 1987
Mauer (n=8)	83,21±7,58	78,42±8,96	90,74±8,53	d'après Sala, 1987
CFb-M17242	95,45	100,00	/	d'après Sala, 1987
CFb-6160	69,91	68,64	88,57	d'après Sala, 1987
	* = à 5 cm de la base			
B. priscus				
Steinheim	98,52	96,36	97,61	MNL Stuttgart
Steinheim	89,39	98,19	93,68	MNL Stuttgart
Mosbach-1911	102,32	108,65	108,33	FSP Frankfurt
Mosbach-4166	89,83	92,78	103,18	FSP Frankfurt
Mosbach-1917	81,95	87,20	-	FSP Frankfurt
San Lorenzo	100,00	82,20	100,00	d'après Sala, 1987
San Lorenzo	77,98	87,62	98,48	d'après Sala, 1987
San Lorenzo	86,48	91,83	102,63	d'après Sala, 1987

MNHN = Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; MNL = Museum für Naturkunde am Löwentor, Stuttgart ; FSP = Forschungsinstitut Senkenberg, Paläozoologie, Frankfurt.

MANDIBULES ET DENTITIONS (tabl. IV ; pl. III, 1)

Elles correspondent à deux individus adultes assez âgés. La première (DUR-235) est cassée juste en avant de la P2 et au niveau de la branche montante. Le corps mandibulaire est légèrement gonflé sous M3 ; la rangée dentaire est complète. La seconde (DUR-160) est cassée en avant du foramen mentonnier et le processus coronoïde manque ainsi que les deux premières prémolaires. L'allure générale est assez gracile et le bord angulaire est aigu. L'alvéole de P2 est unique (racines fusionnées). L'émail des dents est épais, simple et le cément est abondant. Les prémolaires possèdent un parastylide et un paraconide tendant à se fusionner en s'épaississant, notamment sur la P4. Ils sont séparés par une vallée profonde du métaconide et de l'entoconide qui ont une base large et qui se déversent distalement pour se fusionner avec un entostylide élargi transversalement. Le bord vestibulaire des molaires est régulièrement arrondi et ne présente pas de pincement des lobes. Le 3e lobe des M3 (hypoconulide) est globuleux et légèrement déjeté du côté vestibulaire par rapport à l'axe de la dent. L'ectostylide est simple, central et en languette pour les M2 et M3 de la mandibule DUR-160 ; il prend appui sur le lobe distal pour les M1 et M2 de DUR-235 et il est absent sur la M3. L'ectostylide de la M1 de DUR-160 est large, dédoublé et s'appuie sur le lobe mésial ; il existe une colonnette interlobaire linguale, très développée et bifide, reliée à la surface occlusale. Un pilier lingual est aussi visible sur la M2, bien individualisé (longueur env. 14,5 mm), ainsi que sur la M3, plus réduit et empâté dans le cément ; un tel pilier n'a pu être aperçu entre les deux derniers lobes, face vestibulaire, en raison du cément et de l'inclusion de la dent dans l'os mandibulaire. Les dimensions des hémi-mandibules sont données dans le tableau IV, et on relèvera la différence de massivité des corps mandibulaires. La longueur de la rangée PM représente 37 % (DUR-160) à 41 % (DUR-235) de la rangée dentaire totale.

TABLEAU IV. — Dimensions (en mm) des hémi-mandibules du bison de Durfort.

Hémi-mandibules	n° 235 D	n° 160 G
L. diastéme	-	±88
L. occlusale PM+M	152	-
L. occlusale PM	63	-
L. occlusale M	92,30	-
L. alvéolaire PM+M	±158	160
L. alvéolaire PM	±65	59
L. alvéolaire M	97,50	105
L. x l. P2	19,50 x 10,80	-
L. x l. P3	23,50 x 14,00	-
L. x l. P4	23,00 x 16,20	22,00 x 15,00
L. x l. M1	24,00 x 19,00	21,80 x 19,50
L. x l. M2	29,30 x 18,30	30,40 x 18,00
L. x l. M3	40,50 x 17,00	43,30 x 18,00
Ht. x Ep. corps Md. sous P2	36,00 x 17,70	47,50 x 22,00
Ht. x Ep. corps Md. sous limite PM/M	44,00 x 23,50	55,70 x 26,70
Ht. x Ep. corps Md. sous M3 (3è lobe)	56,50 x 28,00	73,00 x 32,50

La mandibule DUR-160 (pl. III, 1) est remarquable par le développement de colonnettes accessoires sur la face linguale des molaires inférieures (entre les deux lobes) ce qui appelle quelques commentaires sur la présence de cette formation chez les bovinés européens. Dès 1884, DEPÉRET signale un tubercule au développement très variable sur les M1 et M2, dont la présence est suffisamment constante pour servir à reconnaître *Leptobos elatus*. La révision de ces bovinés villafranchiens par DUVERNOIS (1990) confirme ce caractère sur toutes les espèces de *Leptobos*, excepté *L. furtivus* ; ce pilier médian est plus fréquent chez *L. elatus* et s'observe également sur la M3. Sur cette dernière molaire, une colonnette interlobaire existe parfois entre les 2e et 3e lobes, du côté vestibulaire. Un pilier lingual est observable sur les molaires de *B. s. schoetensacki* de Süssenborn (FLEROW, 1979 : fig. 7 et 9), mais ne semble pas présent sur les dents d'Isernia (une D4 inférieure montre cependant deux piliers linguaux) ; le matériel de *B. schoetensacki* n'est pas suffisant pour apprécier ce caractère. Il est également présent sur des populations de *B. priscus* : à Taubach (Pléistocène moyen récent, Allemagne) il représente 9 % des M1,2 (n = 33), à Coudoulous (Pléistocène supérieur ancien, France) sa fréquence est importante avec presque 20 % des M1,2 (n = 158, L. max. jusqu'à 22 mm) et 30 % sur les M3 (n = 83, L. max. de 33 mm) [toutefois la moitié des M1,2 et 6 % (des 30 %) des M3 présentent un simple bourgeon]. Par ailleurs, il fait défaut chez d'autres populations, telles par exemple celle de Willment'Pit (Pléistocène supérieur, Angleterre). Un pilier lingual est visible sur quelques rares spécimens de *Bos primigenius* du Pléistocène moyen : Lunel-Viel (France), Clacton-on-Sea (Angleterre) ; dans ce dernier site, une mandibule (BMNH M20064) est très proche de la morphologie de la pièce de Durfort mais le pilier lingual de la M1 est rattaché au métaconide. Il n'existe pas chez les autres *Bos* du Pléistocène moyen d'Angleterre : Swanscombe, Ilford. Dans l'ensemble, la présence d'une telle formation face linguale semble plus fréquente chez *Bison* que chez *Bos*.

La colonnette interlobaire entre les 2e et 3e lobes des M3, face vestibulaire, s'exprime par un bourgeon ou une colonne plus affirmée ; elle s'observe de manière variable chez *Bison* et *Bos*. Chez *B. schoetensacki* elle représente entre 25 et 30 % des molaires (mais aucune colonnette sur les trois dents de Voisgtedt), et elle est encore plus fréquente sur des dents de *Bos primigenius* ; elle est le plus souvent absente chez des populations de *B. priscus* à l'exception toutefois de Taubach (35 % des dents) et de Coudoulous (20 %). La présence d'une telle formation serait visible chez *Bibos*, mais nous ne l'avons jamais observée sur d'autres Bovini tels que *Syncerus*. La signification de ce caractère, comme celle de piliers linguaux, est difficile à interpréter dans l'état actuel des connaissances, mais semblerait correspondre à un état archaïque ; sa fréquence entre populations pourrait se rapporter à des processus d'isolement génétique plus ou moins marqué.

MÉTAPODES (tabl. V, VI ; pl. II)

Les métapodes sont des éléments privilégiés du squelette post-crânien : ils sont souvent abondants et en bon état dans les gisements en comparaison des autres os longs (comme pour d'autre groupes : *i.e.* équidés). De plus, ils fournissent de bonnes indications sur le dimorphisme sexuel ainsi que pour la reconnaissance taxonomique des différentes espèces/sous-espèces (SCHERTZ, 1936*a* et *b* ; BRUGAL, 1984-85). Selon FLEROW (1979 : 57), *B. schoetensacki* possède des os des membres relativement graciles et plus longs que ceux d'autres espèces de *Bison*,

particulièrement pour les métapodes ; les autres espèces ont des os plus massifs et proportionnellement plus courts.

Nous avons comparé les métapodes de Durfort à différentes séries, ou spécimens, de métapodes de *B. schoetensacki* connues du Pléistocène inférieur final au début du Pléistocène moyen (tabl. V) ; les rares métapodes attribués à *Eobison* (*paleosinensis* et *tamanensis*) ont également été pris en considération. De plus, les données concernant *B. priscus* des gisements de Mosbach I et de Mauer (SCHERTZ, 1936) ainsi que celles concernant *Leptobos* du Villafranchien supérieur et terminal : *L. etruscus*, *L. furtivus* (DUVERNOIS, 1990), matériel de Saint-Vallier (attribué à *L. elatus merlai*, Villafranchien moyen, ancêtre de *L. furtivus* (DUVERNOIS, 1990), matériel du Valdarno supérieur et de « *L. vallisarni* » (collections de Florence), ont servi de points de comparaison dans nos analyses.

TABLEAU V. — Inventaire des métapodes de grands bovinés utilisés dans cette étude (les codes sont ceux des figures 2 et 3).

Gisements / Taxons	Code	Métacarpe	Métatarse	Musée, Ville/auteurs
Bison priscus		n. spécimens	n. spécimens	
Mosbach	Mos	16	5	Schertz, 1936
Mauer	Mau	3	0	Schertz, 1936
Eobison / schoetensacki				
Nihowan	Niho	1	2	MNHN, Paris
B. tamanensis	*B. tam*	2	0	Kairy, Kherzon Oblast
Pirro Nord	Pirro	2	0	IGF, Firenze
Venta Micena	Venta	31	25	Moya-Sola, 1987
Sainzelles	Sain	1	2	MNHN, Paris
Venosa-Loretto	Veno	6	0	MPUR, Roma
Süssenborn	Sus	9	5	IQ, Weimar
Mosbach	Mos	3	0	Schertz, 1936
Mauer	Mau	2	1	Schertz, 1936
Le Vallonnet	Vall	12	3	Moullé, 1992
Cromer Forest bed :				
Trimingham	Trim	8	1	BMNH, Londres
Mundesley	Mun	0	1	BMNH, Londres
Cromer	Crom	1	0	BMNH, Londres
Sidestrand	Sid	1	0	BMNH, Londres
Ostend	Ost	1	0	BMNH, Londres
Happisburgh	Happ	0	1	CM, Norwich
Palling	Pall	1	0	CM, Norwich
Ponte Galeria	Pont	1	0	MPUR, Roma
Durfort	Durf	6	4	MNHN, Paris
Leptobos				
"L. vallisarni"	*L. valli*	2	0	IGF, Firenze
Valdarno sup.	Val sup	10	0	IGF, Firenze
Saint Vallier	St Val	6	6	FSL, Lyon
L. furtivus	*L. furt*	16	25	Duvernois, 1990
L. etruscus	*L. etru*	68	48	Duvernois, 1990
Nombre total de spécimens :		209	129	

Dans l'ensemble les données sur les métacarpiens (Mcc) sont presque deux fois plus nombreuses que celles relatives aux métatarsiens (Mtt), elles regroupent aussi plus de gisements ; on remarquera l'absence de ces pièces pour certains gisements (Voigstedt, Soleilhac) ou leur rareté jointe à une mauvaise conservation (fragmentation) dans d'autres (sites du CFb, Isernia...). En raison de la pauvreté de ces échantillons, et donc de la difficulté de distinguer les mâles des femelles, nous avons préféré cumuler les données entre les sexes et ne présenter que les moyennes, étant ainsi conscient de « fausser » certaines représentations dans le cas de matériel les plus abondants. L'interprétation tient toutefois compte de l'importante notion de différence sexuelle qui a entraîné un raisonnement « en groupe ». Les comparaisons ont porté sur les moyennes de chaque série examinée pour un ensemble de mesures : longueur totale et diamètres transversal (DT) et antéro-postérieur (DAP) des extrémités (proximale et distale) et de la diaphyse. Les dimensions des métapodes des grands bovidés, incluant ou excluant *Leptobos* ou *B. priscus*, montrent des fortes corrélations entre mesures, notamment entre les dimensions transversale et antéro-postérieure (supérieures à 0,9), alors qu'elles sont plus faibles entre la longueur et ces mêmes dimensions (0,6 à 0,8).

Métacarpiens (tabl. VI ; fig. 2a, b)

Les métacarpiens (Mcc) de Durfort correspondent à 4 individus et il est possible de reconnaître 2 mâles (appariement, tabl. I) et 2 femelles. L'extrémité proximale a une allure générale relativement arrondie avec des bords mousses, notamment sur le bord antérieur de la facette pour le capitato-trapézoïde. La facette pour l'unciforme se poursuit postérieurement vers la diaphyse et son bord marque une concavité ; elle est creusée à sa base et la facette postéro-latérale du métacarpien V est importante et plane. La crête séparant les facettes proximales est émoussée, sinueuse (ex. DUR-106) à plus rectiligne (ex. DUR-010), et se poursuit sur toute la largeur. Elle jouxte la fossette synoviale sans y participer ; cette fossette est oblique et bien délimitée, mais se ferme postérieurement (pas de canal ouvert descendant sur la face postérieure). Sur la face postérieure, sous l'extrémité proximale, se développent de nombreux reliefs se poursuivant sur la diaphyse par des rugosités épaisses qui encadrent une région médiane fortement déprimée ; le tubercule médian postérieur reste fort et relativement individualisé, bien qu'il ait tendance à fusionner avec le corps de l'os, sans pénétrer dans la fossette synoviale ; la concavité le bordant médialement est bien visible, excepté sur le spécimen DUR-106 où elle est moins bien délimitée. Le sillon médian dorsal est creusé tout le long de la diaphyse, particulièrement dans le tiers distal. La section médiane de la diaphyse a une forme régulièrement arrondie (en 'patate') avec des bords plus ou moins convexes ; l'angle estimé entre les métacarpiens III et IV est très ouvert. L'extrémité distale présente la forme typique de *Bison* avec un fort développement des tubercules sus-articulaires ; les quilles-guides sont relativement aiguës et se prolongent haut sur la face postérieure.

La taille des métacarpiens des populations de *B. priscus* de Mosbach I et Mauer (fig. 2a, b) est la plus grande. Les plus petits spécimens sont représentés par *L. furtivus*, *«L. vallisarni»* et par la population de Venta Micena ; ceux de Pirro Nord et de Sainzelles sont relativement proches et possèdent des dimensions transverses (DT et DAP) larges les désignant comme les métacarpiens les plus trapus de l'ensemble étudié. Entre ces deux « extrêmes » il est possible de reconnaître deux groupes :

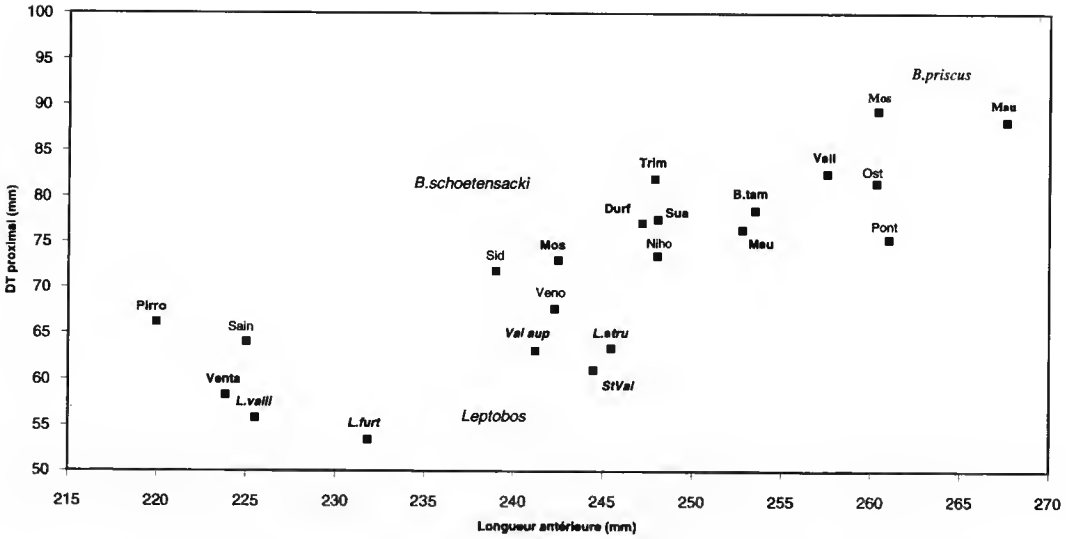


FIG. 2a. — Comparaisons des moyennes (en gras) des métacarpiens de différentes populations de grands bovidés du Pléistocène inférieur (Villafranchien) et du début du Pléistocène moyen (DT = diamètre transverse) (code : tabl. V).

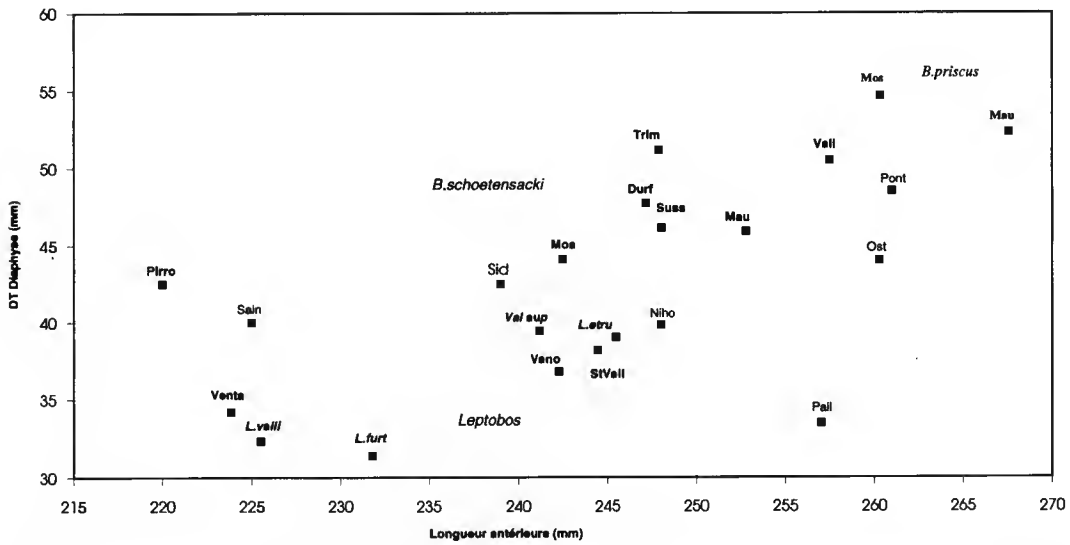


FIG. 2b. — Comparaisons des moyennes (en gras) des métacarpiens de différentes populations de grands bovidés du Pléistocène inférieur (Villafranchien) et du début du Pléistocène moyen (DT = diamètre transverse) (code : tabl. V).

A — Le premier, constitué par les *Leptobos* (*L. etruscus*, Saint-Vallier, Valdarno sup.), est caractérisé par des métacarpiens graciles de faibles dimensions transverses (DT prox, DT dia). Les données sur les spécimens de Venosa les intègrent à ce groupe et, dans une moindre mesure, c'est aussi le cas pour celles de *B. paleosinensis* de Nihowan (notamment pour le DT dia). Cette espèce a une position intermédiaire avec le groupe suivant, alors que *B. tamanensis* semble plus grand et se situe nettement dans le groupe B.

B — Le deuxième groupe rassemble tous les *B. schoetensacki* avec des variations suivant la longueur et le plus ou moins grand développement des mesures transverses. Les spécimens de Ponte Galeria, d'Ostend et de Palling sont de taille particulièrement importante bien qu'ils soient presque aussi graciles que les spécimens de Mauer. La population du Vallonnet est également caractérisée par des dimensions importantes qui la placent dans la limite supérieure de la distribution. Les populations de Durfort et de Trimingham restent toujours proches entre elles et sont peu éloignées de la population de Süssenborn. Elles sont encadrées par les sujets de *B. schoetensacki* de Mauer qui sont proches de ceux de *B. tamanensis*, et par des individus de *B. schoetensacki* de Mosbach I et de Sidestrand qui possèdent les plus petits métacarpes.

Métatarsiens (tabl. VI ; fig. 3a, b)

Les métatarsiens (Mtt) de Durfort sont au nombre de quatre et appartiennent à deux mâles et deux femelles. Ils possèdent une extrémité proximale plus faible que l'extrémité distale dont les bords convergent. Du côté distal le sillon médian antérieur est profond, avec un gros foramen ; son trajet le long de la diaphyse s'élargit plus ou moins et s'atténue à son extrémité proximale où s'ouvre le foramen proximal ; on observe parfois deux trous nourriciers vers le tiers proximal. Les faces latérale et médiale de la diaphyse sont convexes, sa section est subcirculaire. L'extrémité proximale a une forme arrondie, particulièrement le bord antérieur longeant les grandes facettes articulaires qui sont surélevées. Ces surfaces sont confluentes et la crête les séparant est aiguë et pincée ; elles encadrent une dépression dans laquelle un ou deux foramens communiquent avec un gros foramen postérieur. Un creux prononcé et délimité jouxte le bord postérieur de la surface pour le grand cunéiforme. Les reliefs d'insertion latéral et médial sont développés et descendent le long de la diaphyse, face postérieure. La facette postérieure pour le sésamoïde peut être importante et située près du bord postérieur (DUR-008, DUR-009) ou plus réduite et ne pas toucher ce bord (DUR-007, DUR-040).

Les dimensions de la population de *B. priscus* de Mosbach I (fig. 3a, b) sont les plus fortes et se trouvent ainsi toujours dans la partie haute des graphiques. A l'inverse, les dimensions des métatarses de *Leptobos* sont situées dans la partie basse. Les populations ou spécimens attribués à *Eobison* et *B. schoentensacki* se placent plus ou moins entre ces deux extrêmes :

A — Les métatarsiens de Sainzelles, de Venta Micena et de Nihowan ont des longueurs similaires à celles des *Leptobos* ; mais leurs diaphyses sont plus fortes, comparables à celles du groupe suivant (B). Toutefois, les mesures des extrémités proximale et distale de la population de Venta Micena sont plus proches des valeurs de *Leptobos*.

Parmi ces derniers, on remarque que les spécimens de la population de Saint-Vallier ont une taille proche de celle de *L. etruscus*, alors que ceux de *L. furtivus* possèdent des dimensions

TABLEAU VI. — Dimensions (en mm) des métapodes du bison de Durfort.

	Sexe	L. max.	L. ext.	DT prox.	DAP prox	DT dia.1/2	DAP dia.1/2	DT dist. sus-art	DT dist.art.	DAP dist. max.
Métacarpiens										(= médial)
106 G	F	239,00	229,00	69,20	41,60	42,40	28,70	66,80	69,80	40,80
108 G	F	246,00	235,70	70,30	41,30	42,40	28,80	66,60	67,50	38,00
010 D	M	249,50	239,70	81,30	49,50	53,00	35,00	77,50	81,00	43,40
107 G	M	249,00	238,30	80,40	50,00	52,60	34,70	77,70	81,60	42,80
105 G	M	249,50	241,20	80,20	47,50	48,00	33,20	78,00	82,30	43,30
104 D	M	250,00	242,80	81,20	47,40	48,00	33,70	76,50	80,80	43,30
Métatarsiens										
009 G	M	278,00	268,60	68,00	63,00	43,50	40,00	70,50	68,50	42,00
008 G	M	286,30	279,30	66,00	60,40	42,80	41,60	71,00	71,30	43,00
007 G	F	269,00	259,70	59,30	56,40	39,20	35,50	63,40	65,30	41,00
040 D	F	-	-	59,50	57,5	-	-	-	-	-

M = mâle ; F = femelle ; L. max.= longueur maximale ; L. ext. = Longueur externe ; DT prox. = diamètre transversal proximal ; DAP prox. = diamètre antéro-postérieur proximal ; DT dia. 1/2 = diamètre transversal de la diaphysyse au milieu ; DT dist. sus-art. = diamètre transversal proximal distal sus-articulaire ; DT dist. art. = diamètre transversal proximal distal articulaire ; DAP dist. max. = diamètre antéro-postérieur distal maximum.

nettement inférieures. Les données sur les spécimens de Venta Micena les situent entre les deux espèces, un peu plus proches cependant de *L. furtivus* ; cette espèce possède les plus petits métatarses parmi tous les bovinés examinés. Il faut signaler que les pièces de Nihowan, bien que citées avec Sainzelles et Venta Micena pourraient constituer un sous-groupe, intermédiaire en taille entre les groupes A et B.

B — Les sujets de Durfort sont très proches de ceux de Trimingham, avec des dimensions égales ; ils se regroupent avec le *Bison* sp. de Süssenborn (FLEROW, 1969) et le *B. schoetensacki* de Mauer ; ces Mtt ont cependant des longueurs un peu plus grandes pour des dimensions diaphysaires comparables. Il y a également des différences entre Süssenborn et Mauer : le spécimen de Mauer possède des extrémités de plus petite taille qui rejoignent les valeurs observées dans le groupe A. Enfin, les deux métatarses du CFb (Happisburgh et Mundesley) et les spécimens du Vallonnet possèdent des longueurs supérieures ou égales, mais avec une diaphyse et des extrémités élargies comparées à celles des spécimens de Durfort, Trimingham, Süssenborn et Mauer. Les métatarses de Mundesley et du Vallonnet sont aussi forts que ceux de *B. priscus* de Mosbach I.

Il existe une bonne concordance entre les métacarpiens et les métatarsiens à partir de ces analyses préliminaires. Les diagrammes de dispersion reflètent les mêmes groupements, qui sont confirmés par des analyses complémentaires (analyse en composantes principales, classification hiérarchique, BRUGAL, en prép.). Le matériel de Durfort est proche de la population de Trimingham d'un point de vue métrique et morphologique (section de la diaphyse) et doit être rapporté à *B. schoetensacki*. Cette espèce est constituée également par : les sujets de Mosbach I de plus petite taille, la population de Süssenborn proche de Durfort (Mcc) ou légèrement plus grande (Mtt), la population de Mauer plus grande. La série du

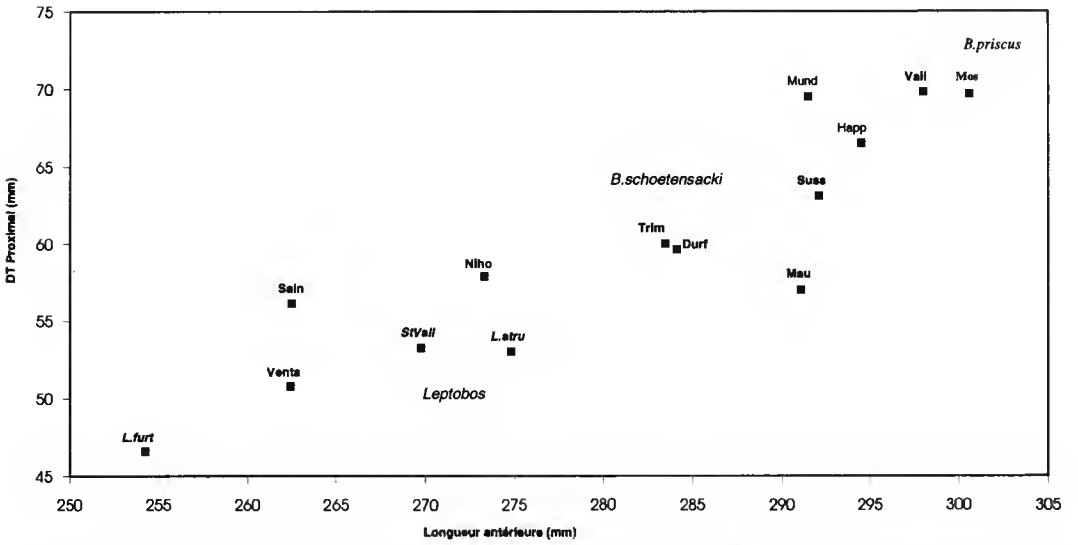


FIG. 3a. — Comparaison des moyennes (en gras) des métatarsiens de différentes populations de grands bovidés du Pléistocène inférieur (Villafranchien) et du début du Pléistocène moyen : (DT = diamètre transverse) (code : tabl. V).

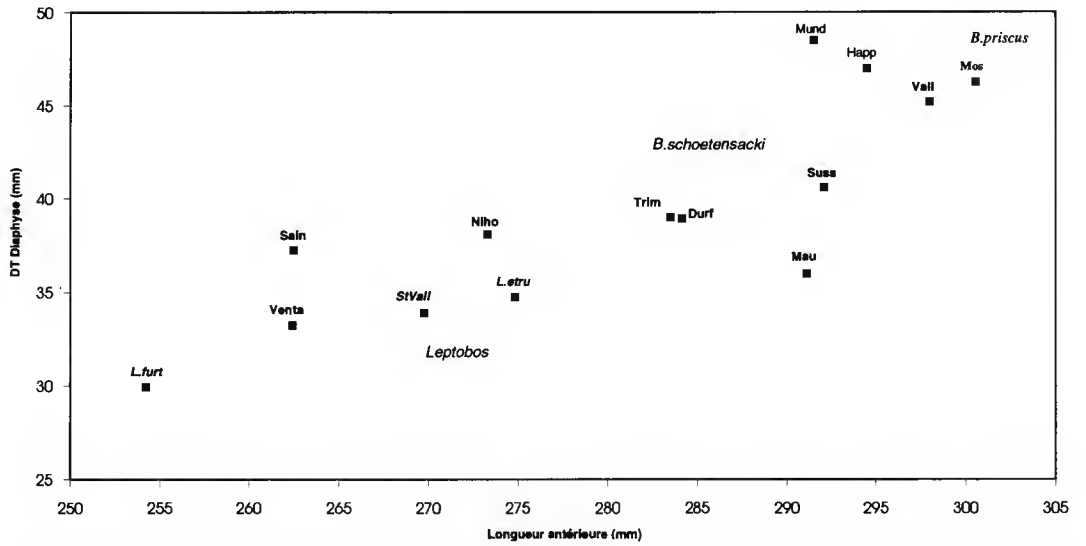


FIG. 3b. — Comparaison des moyennes (en gras) des métatarsiens de différentes populations de grands bovidés du Pléistocène inférieur (Villafranchien) et du début du Pléistocène moyen : (DT = diamètre transverse) (code : tabl. V).

Vallonnet comprend les plus forts représentants du groupe, notamment sur les Mtt se rapprochant en taille de *B. priscus* de Mosbach I. Les autres gisements (CFb, Ponte Galeria) ne comportent qu'un seul élément et restent ainsi difficiles à situer. On peut signaler toutefois le site de Mundesley contenant un métatarse particulièrement grand qui pourrait être rapporté à *B. priscus*.

Les métapodes présentent une augmentation relative des extrémités et de la diaphyse conférant une importante massivité à ces os ; celle-ci s'accentue au cours du Pléistocène chez *B. priscus* par une diminution de la longueur. *Leptobos* possède les métapodes les plus graciles avec une extrémité proximale plus courte dans le sens transversal. Les tubercules sus-articulaires distaux sont peu manifestes chez *B. schoetensacki* alors qu'ils sont particulièrement développés chez *B. priscus*.

Un groupe est nettement à part avec de plus petits éléments et représente un ensemble taxinomique intermédiaire distinct regroupant les spécimens de Pirro Nord, Sainzelles et dans une moindre mesure ceux de Venta Micena. Cette dernière population présente des dimensions encore plus réduites qui semblent la rapprocher d'un ensemble *Leptobos* constitué de *L. vallisarni* et *L. furtivus*. On pourrait ajouter à ce groupe de petite taille les rares élements provenant de Casa Frata (Italie) et Apollonia (Grèce) (Kostopoulos et Koufos, 1994). Enfin, il faut signaler les sujets de Venosa qui pourraient également être reportés à *Leptobos* comme *L. etruscus*. Rappelons que *L. furtivus* et *L. etruscus* seraient encore présents au début de la zone 20 (biozone de Guérin), dans le Valdarno supérieur et à La Sartanette (Gard, France) (Duvernois, 1990). On pourrait alors envisager une survivance de ce genre plus longtemps qu'on ne le pensait dans des régions « en cul-de-sac » caractérisées par des endémismes et un conservatisme faunique. Un crâne provenant de Pirro Nord présente plus de caractéristiques morphologiques de bison et a été rapproché de *Bison (Eobison)* (De Giuli *et al.*, 1986). L'absence de crâne [2] dans le matériel de Venta Micena ne permet pas de trancher entre *Bison* et *Leptobos*. Dans un travail récent, Sher (1992) reconnaît la séparation d'un groupe composé des spécimens de Venta Micena, Pirro Nord, Casa Frata ainsi que de Nihowan, groupe provisoirement rapproché du sous-genre *Eobison*. Les représentants de *Eobison* sont rares et, d'après l'analyse des métapodes, ils se trouvent proches du groupe *schoetensacki*. On ne peut alors que souligner le manque de données plus précises permettant de caractériser ce sous-genre qui sert actuellement à rassembler des populations dont on ne connaît pas la position taxinomique. Il s'agit de spécimens possédant des métapodes de petite taille et plus graciles que les « vrais » bisons (*schoetensacki* et *priscus*) et rappellant plus *Leptobos* ; pour Sher (1992), et en comparaison avec la situation d'un groupe voisin, les ovibovinés, les caractéristiques des métapodes de ces populations du sud de l'Europe reflètent des caratères archaïques en relation avec des conditions écologiques spécifiques liées à l'aridité.

2. Alors que la rédaction de cet article était terminée, un travail paru récemment (Martinez, 1992) annonce la présence d'un matériel crânien pouvant être associé aux autres os des membres du boviné de Venta Micena. Ce nouveau matériel, bien que fragmentaire, a été attribué au genre asiatique *Bubalus* sp. et semble en effet différent de *Bison* d'après la brève description donnée.

AUTRES ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES

Devant la rareté des données concernant les autres éléments du squelette appendiculaire chez les bisons, et en particulier pour *B. schoetensacki*, nous donnons ci-dessous, en vue de comparaisons ultérieures, les descriptions des traits morphologiques majeurs accompagnées des principales mesures.

TABLEAU VII. — Dimensions (en mm) des os longs du bison de Durfort.

	L. max.	DT prox.	DT prox. art.	DAP prox.	DT dia	DAP dia.	DT dist.	DAP dist.	DT dist.art.	D AP dist.art.
Radius					(milieu)	(milieu)				
014 D	388,50	106,00	96,70	55,3	58,00	36,50	96,00	65,00	92,00	43,30
103 G	-	-	-	-	61,00	37,00	101,70	70,00	89,00	38,00
242 G	373,00	107,20	99,00	±56	59,00	35,00	98,00	63,30	87,20	42,50
Tibia					(min.)	(min.)			(talus)	(talus)
011 D	-	-	-	-	58,00	40,00	81,40	66,70	55,00	54,20
039 G	-	-	-	-	55,00	41,50	84,00	68,00	54,00	57,30
013 G	-	-	-	-	54,60	42,30	-	-	-	-

D = diamètre ; dia. = diaphyse.

Membres antérieurs (tabl. VII et VIII ; pl. III, 2)

Deux radius sont complets, le troisième ne possède que les deux tiers distaux. L'extrémité proximale présente un contour médial arrondi prolongeant un bord antérieur rectiligne à légèrement convexe. La partie articulaire latérale est haute, bien individualisée, avec une extrémité antérieure en pointe mousse et un revers net ; son décrochement postérieur est très marqué, formant un V très ouvert pour les facettes d'articulation avec l'ulna. L'autre facette ulnaire postérieure est large avec un bord proximal aigu. Le relief latéral d'insertion est bas, déjeté postérieurement, avec un fort bourrelet ; le bord médial est particulièrement épais surplombant une cavité d'insertion creusée. On note l'existence d'une petite facette sur le bord antérieur, vers le milieu de l'extrémité sur le radius DUR-014. La diaphyse possède un bord médial, face postérieure, avec une carène épaisse au tiers médian. Un pincement du bord latéral, côté proximal, est bien visible et forme un relief se poursuivant distalement. L'extrémité distale est forte et oblique avec, sur la face antérieure, quatre crêtes épaisses et courtes délimitant des sillons profonds (extenseur radial du carpe et pour les doigts). Le processus styloïde radial présente de fortes insertions ligamentaires avec distalement un « tubercule » bien exprimé. La surface articulaire du scaphoïde a un bord antérieur concave et un creusement net ; celle pour le semi-lunaire est élargie du côté antérieur et possède des bords postérieurs très aigus ; la surface du pyramidal est partagée avec l'ulna et montre un sillon postérieur ouvert à moitié. L'ulna possède un bord crânial concave et sinueux, aigu distalement et devenant épais vers la tubérosité de l'olécrane qui est double (vue de profil) ; la surface articulaire est relativement étroite. Les carpiens sont abondants et leurs dimensions sont données dans le tableau VIII. Il s'agit d'os massifs, généralement de forte taille avec des mesures assez homogènes ; seul le scaphoïde DUR-078 présente une taille plus réduite (femelle ?).

TABLEAU VIII. — Dimensions (en mm) des principaux carpiens du bison de Durfort.

Carpiens	Hauteur	DT	DAP
Capitato-trapézoïde	(ant.)		(max.)
061 D	21,50	47,00	53,00
070 D	18,70	46,20	42,00
059 D	18,80	42,50	47,00
064 D	19,60	48,70	49,50
016 D	21,60	48,70	53,30
065 G	21,70	48,80	53,20
062 G	19,50	48,40	48,50
Unciforme	(max.)		(max.)
060 D	27,50	31,70	38,50
058 D	27,10	32,50	36,50
068 D	30,30	38,00	46,00
067 G	30,50	37,20	45,00
069 G	30,50	36,50	42,80
063 G	27,30	31,70	37,70
066 G	26,50	32,50	38,00
Pyramidal	(max.)		
092 D	-	26,70	-
081 D	48,30	26,30	38,80
087 G	54,00	29,70	49,00
088 G	46,70	26,50	38,80
Semi-lunaire	(max.)		
090 D	35,50	47,50	32,80
084 D	38,00	51,00	34,30
077 D	±42	57,50	35,50
089 G	41,50	57,50	35,00
079 G	37,50	49,70	34,80
Scaphoïde	(max.)		
080 D	39,00	31,80	51,50
078 D	34,70	29,00	50,50
082 D	40,50	35,50	55,50
017 D	-	±35	-
086 G	41,50	34,50	59,00
085 G	41,00	35,50	54,50
091 G	34,00	32,00	51,00

D = droit ; G = gauche ; DT = diamètre transversal ; DAP = diamètre antéro-postérieur.

Membres postérieurs (tabl. VII et IX ; pl. III, 3 à 5)

Deux tibias ne conservent que le tiers distal, le dernier (DUR-013) est cassé sous l'extrémité proximale. Celui-ci a une crête tibiale s'arrêtant au 1/3 de l'os et il montre une plage de rugosité ligamentaire sur la face médiale. Les reliefs postérieurs sont bien marqués (insertion des muscles fléchisseurs et poplité). La diaphyse s'évase vers l'extrémité distale quadrangulaire

TABLEAU IX. — Dimensions (en mm) des tarsiens du bison de Durfort.

Tarsiens	L. max.	L. corps	L. corps	DT max	DAP max.
Calcaneum		(appui S.T.)	(perp.)	(max./min.)	(=dist.)
006 G	181,00	118,00	130,20	61,5/53,5	73,00
012 G	-	113,00	121,50	62/54,5	70,50
005 G	-	108,50	120,00	54/51	66,50
004 G	-	114,30	120,70	- /49,3	-
041 D	-	113,50	123,00	60/53,5	70,50
042 D	-	-	-	- /58,5	72,30
Astragale(=talus)	(= latéral)	L.min.médian	L. médiale	(prox./dist.)	(lat./méd.)
044 D	85,50	69,00	79,70	60/57,6	47,2/48,6
045 D	80,30	63,70	72,50	52,3/53,2	45/45,5
043 D	89,60	71,50	83,30	58,3/56	48,5/49
027 G	69,80	56,00	65,20	48,5/47,2	39/41,2
025 G	89,30	69,70	80,70	±58/ -	47/47,5
029 G	84,00	67,00	77,50	55,5/54,3	45,8/47,3
Cubonaviculaire	(= hauteur)				
046 D	67,50	/	/	77,00	68,50
048 D	56,50	/	/	67,00	64,00
026 G	58,80	/	/	66,70	63,40
028 D	-	/	/	74,50	71,00

S.T. = sustentaculum tali ; perp. = perpendiculaire.

avec une surface articulaire de l'astragale de forme carrée. Les bords antérieur et postérieur de l'extrémité sont légèrement convexes. La malléole médiale est oblique en vue latérale et se divise en deux plages d'insertion : une supérieure (*i.e.* la plus distale) bien circonscrite et en retrait (angulation) d'une inférieure qui possède une subfacette ligamentaire importante ; la base de cette dernière est creusée antérieurement avec des reliefs forts postérieurement. Ces reliefs bordent une coulisse tendineuse (*flexor digitalis longus*) peu profonde qui s'estompe rapidement vers la diaphyse. Les facettes malléolaires latérales sont séparées par une incisure fibulaire large, à fond concave et raccourcie sur la diaphyse ; la facette médiale est rectangulaire et bien creusée, en position basse par rapport à la facette antérieure circulaire et oblique vers l'avant. Cette facette possède un renfort antéro-latéral développé qui jouxte, *via* un creux, un relief antérieur se continuant en crête sur la diaphyse.

Les astragales (pl. III, 5) sont massifs avec une trochlée plantaire (surface articulaire du calcanéum) concave latéralement et un bord latéral faiblement bombé. Le sillon séparant cette trochlée de la surface articulaire du cubonaviculaire est régulièrement courbe; oblique et présente une surface droite créant un angle marqué. La facette articulaire latérale est soit rectiligne (2 sur 6), soit oblique vers le bas (point bas postérieur ; 4 sur 6) ; elle n'est jamais oblique vers le haut (point haut postérieur). La ligne passant sur la terminaison de la trochlée distale, face antérieure, est horizontale. Un relief en crête termine antérieurement la trochlée latérale plantaire. Enfin, l'insertion distale, face médiale, est bien excavée et prend l'allure d'une facette sur l'astragale DUR-043. Les cubo-naviculaires (pl. III, 5b) ont un bord antérieur

subrectiligne (vue proximale) ; un espace synovial important partage les deux surfaces articulaires proximales. Les reliefs postéro-médiaux sont bien développés, doubles et obliques en vue postérieure, donnant un contour sinueux en vue latérale.

Les calcanéums possèdent un *tuber calcanei* arrondi à l'exception de la surface de glissement tendineux plus concave ; un creux à la base du tuber, côté médial, est visible sur tous. Le bord postérieur du corps est légèrement resserré et il est convexe (vue de profil). Le *sustentaculum tali* est court avec une surface du sillon tendineux bombée ; un creusement antérieur et un rentrant postérieur le délimitent. Les facettes distales sont à la même hauteur, la zone latérale montre des insertions fortes, notamment celle située près de la surface articulaire pour la malléole.

Phalanges (tabl. X-XII)

Les phalanges sont nombreuses et il reste délicat de les orienter. Ce sont des os très massifs qui présentent des insertions développées. L'extrémité proximale des Ph I montrent trois convexités plus ou moins marquées du bord antérieur de la surface articulaire ; le bord interne est rectiligne, ou avec une légère inflexion, et un revers net sur la face médiale. Les facettes articulaires pour les sésamoïdes sont importantes, particulièrement la facette externe de forme subrectangulaire. Les tubercules d'insertion, face postérieure, sont très forts et encadrent un corps légèrement concave ; le tubercule interne déborde face médiale et provoque un décrochement net par rapport au condyle distal ; le tubercule externe fait un peu de même, et montre deux points séparés d'insertion, l'un proximal, l'autre situé au tiers distal et formant une angulation en vue latérale. Le condyle distal est dissymétrique et très oblique (vue médiale) ; il se prolonge fortement sur la face antérieure et cette expansion convexe est bordée par des bourrelets formant butoir, qui s'élèvent au-dessus des cavités d'insertion profondes visibles sur les côtés. Les Ph I DUR-022, DUR-115 et DUR-015 sont de taille plus faible que le reste du matériel. Les Ph II ont également de fortes traces d'insertion : sur le bord antéro-proximal, forte expansion du tubercule proximal-externe, gros bourrelet bordant des fosses distales très creusées sur les côtés (notamment médial). La surface articulaire proximale est régulièrement arrondie, plutôt en pointe vers l'avant, et aplatie sur le côté postéro-interne. Le condyle distal est large antérieurement et se prolonge par un bord dorsal pincé. Les spécimens DUR-055 et DUR-036 ont une taille réduite. Les Ph III ont un *processus extensorius* développé, non pointu, avec trois gros foramens. La surface articulaire est relativement rectangulaire et l'angle palmaire s'étend plus ou moins. La sole présente deux morphologies : triangulaire avec un axe droit (40 %), ou avec un axe courbe et un bord interne rectiligne à légèrement concave (60 %). Les spécimens DUR-098, DUR-112, DUR-094 et DUR-111 sont de plus petite taille, et correspondent à la première morphologie.

De manière générale ces ossements présentent bien les caractéristiques morphologiques du genre *Bison* sans qu'il soit possible à l'heure actuelle de préciser les différences entre les espèces ou sous-espèces. Parmi l'ensemble du matériel de Durfort, il faut noter la robustesse des os présentant de forts reliefs musculaires, caractéristique d'animaux puissants et relativement lourds.

TABLEAU X. — Dimensions (en mm) des phalanges I du bison de Durfort.

			PROXIMAL					DIAPHYSE		DISTAL	
N°	L. max.	L. lat.	DT max.	DAP max.	DT fac.	DAP fac.	DAP min. fac.	DT min.	DAP min.	DT maxi.	DAP maxi.
DUR-022	73,50	70,50	34,80	39,00	31,00	34,00	25,50	31,00	24,70	36,00	27,50
DUR-071	75,00	73,30	42,00	47,00	39,00	42,50	35,00	38,00	28,00	41,70	31,30
DUR-115	76,00	73,50	35,00	40,30	31,50	35,50	27,00	30,00	23,50	32,50	27,00
DUR-015	77,00	73,00	37,00	41,50	32,00	37,00	±23,3	31,70	23,00	34,50	27,00
DUR-113	77,50	74,00	43,00	48,50	39,00	-	36,00	41,00	28,50	41,50	31,50
DUR-021	77,70	75,50	40,50	45,00	38,50	42,50	34,70	37,00	26,80	40,00	30,00
DUR-076	81,00	78,00	38,50	46,30	34,00	42,00	34,00	37,00	24,50	36,50	29,70
DUR-073	81,50	78,00	37,40	43,30	34,50	40,00	±19,5	35,00	26,00	38,50	29,00
DUR-075	81,50	79,50	38,00	44,50	34,50	39,00	31,50	36,00	24,00	37,00	28,00
DUR-072	82,00	79,00	42,70	-	38,50	-	-	-	27,30	40,00	29,50

Abréviations, voir tableau VI.

Tableau XI. — Dimensions (en mm) des phalanges II du bison de Durfort.

			PROXIMAL					DIAPHYSE		DISTAL	
N°	L. max.	L. min.	DT	DAP max.	DAP min.	DT fac.	DAP fac.	DT 1/2	DAP min.	DT	DAP
DUR-051	57,50	48,30	37,00	44,00	40,70	36,50	25,70	31,00	29,50	31,00	36,50
DUR-053	-	50,00	41,00	47,00	43,00	38,50	29,00	31,50	30,70	34,00	36,50
DUR-050	58,50	48,50	39,50	44,70	42,50	36,30	28,00	30,50	28,50	31,00	35,00
DUR-056	59,00	49,00	37,00	44,50	41,50	35,00	28,50	30,70	29,50	31,00	36,50
DUR-037	60,00	47,70	39,00	46,50	41,00	38,00	29,00	34,00	32,00	36,00	39,00
DUR-116	61,70	47,20	41,00	46,70	44,00	40,00	30,00	34,30	33,00	38,70	38,80
DUR-055	55,70	44,50	36,50	40,50	36,50	34,50	25,00	28,50	26,70	30,00	33,50
DUR-036	57,50	47,00	35,50	41,70	37,00	34,50	25,00	27,00	28,00	29,50	35,70
DUR-110	63,00	51,70	42,50	48,00	42,30	40,00	26,00	33,00	30,00	34,50	38,50
DUR-049	60,00	52,30	40,00	46,50	43,00	38,00	27,00	30,00	28,70	31,00	36,00

fac. = facette articulaire.

TABLEAU XII. — Dimensions (en mm) des phalanges III du bison de Durfort.

N°	L. max.	L. face sup.	DT 1/2 sole	Hauteur	DT max. art.	DT surf. art.	DAP max. art.	DAP surf. art.
DUR-111	> = 75	-	26,50	48,50	28,50	25,50	33,00	26,00
DUR-099	-	-	27,00	-	29,00	25,00	33,00	25,00
DUR-097	99,00	79,00	33,00	61,50	37,50	34,00	41,70	28,50
DUR-100	94,60	75,70	34,00	59,00	39,00	32,00	39,50	27,00
DUR-101	88,50	68,50	30,50	59,00	36,70	32,50	37,00	26,00
DUR-102	83,70	71,50	29,00	55,00	33,00	29,50	34,00	27,50
DUR-034	81,50	71,00	27,50	56,00	32,50	29,00	34,50	23,50
DUR-038	81,50	65,00	28,50	51,30	30,50	27,50	35,50	26,50
DUR-112	79,50	64,00	28,00	48,50	30,50	27,50	32,50	24,00
DUR-094	78,50	67,50	32,00	54,70	33,00	28,50	34,00	26,70
DUR-098	77,00	67,00	30,50	53,00	33,00	30,00	33,00	26,50

CONCLUSIONS

La population de grand bovidés de Durfort est représentée par cinq individus des deux sexes dont les caractéristiques morphologiques (chevilles osseuses, métapodes) permettent de les rapporter à *Bison schoetensacki*, espèce présente dès le début du Pléistocène moyen en Europe (Cromer Forest bed, Süssenborn, Mauer, Mosbach I, Vallonnet). Cette espèce semble relativement homogène et se démarque bien de *B. priscus* du Pléistocène moyen ancien d'une part et de *Bison* plus archaïques tels ceux présents à Pirro Nord et Sainzelles d'autre part. Cependant, il est encore délicat d'apprécier sa variabilité morphologique et taxinomique (sous-espèces) en raison d'un échantillonnage faible, ce qui limite pour l'instant leur utilisation biochronologique. Il faut noter que la population du Vallonnet se démarque par des dimensions plus fortes des métapodes, alors que la population d'Isernia-la-Pineta s'en distingue par des dimensions moindres des chevilles osseuses.

Chez les grands bovidés, les lignées évolutives se caractérisent par une tendance à la diminution de la taille, diminution observée chez *Leptobos* (Duvernois, 1990) et chez *B. priscus* (Brugal, 1984 ; 1984-85). Si ce phénomène était applicable à *B. schoetensacki*, Le Vallonnet serait alors le gisement le plus ancien et Isernia-la-Pineta le plus récent ; entre ces deux se placeraient successivement, du plus vieux au plus récent, les gisements de : Süssenborn et Mauer, puis Durfort et Trimingham et enfin Mosbach I. Ce schéma demande à être conforté par une comparaison plus large, portant sur tous les éléments du squelette et des populations.

Cette étude soulève un certain nombre de questions, notamment la position taxinomique des populations de Venta Micena et de Venosa, ainsi que sur leurs affinités phylétiques. Il en va de même pour les sites de Pirro Nord et de Sainzelles, Casa Frata et Appolonia qui indiquent l'existence en Europe méridionale d'un groupe de grands Bovidés intermédiaires en taille et morphologie entre le stock villafranchien *Leptobos* et le groupe *schoetensacki*. Le matériel de Durfort est important et a permis de préciser la morphologie et la biométrie de *B. schoetensacki*, espèce jusqu'à présent peu étudiée. *B. schoetensacki* fait son apparition en Europe de l'ouest lors du changement faunique observé à la transition Pléistocène inférieur-Pléistocène moyen et prend vraisemblablement son origine dans les formes encore mal définies d'*Eobison* ou des formes affines (*Probison*, *Protobison*). Sa dernière apparition ne dépasse pas la fin du Pléistocène moyen, avec la population d'Isernia-la-Pineta (environ 0,73 M.a.) et celle de Steinheim (« Mindel-Riss », environ 0,5 M.a.).

Remerciements

Je tiens à remercier L. Ginsburg pour son accueil au Muséum national d'Histoire naturelle lors de l'étude des collections de Durfort, Nihowan et Sainzelles. Que A. Azzaroli, D. Torre, F. Masini (Museo di Geologia et Paleontologia, Firenze), C. Petronio, L. Caloi (Univers. « La Sapienza », Roma), A. Prieur (Dept. Sciences de la Terre, Lyon), A. Gentry, A. P. Currant (Natural History Museum, London), Mrs. Smith (Castle Museum, Norwich), M. Weston (Ottawa, données sur *B. tamanensis*), H. D. Kahlke (Institut für Quartärpaläontologie, Weimar), R. Ziegler (Museum für Naturkunde am

Löwentor, Stuttgart), Mr. PLODOWSKI (Forschungsinstitut Seckenberg, Frankfurt) soient remerciés pour m'avoir permis de travailler sur les collections dont ils ont la charge. Je voudrais également remercier sincèrement V. EINSENMANN et J. MORALES pour leur lecture attentive du manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGUSTI, J., S. MOYA-SOLA, & J. PONS-MOYA, 1987. — La sucesion de mamiferos en el Pleistoceno inferior de Europa : proposicion de una nueva escala bioestratigrafica. *Paleontol I Evol.*, Mem. Esp., **1** : 287-295.

AZZAROLI, A., 1983. — Quaternary mammals and the « end-villafranchian » dispersal event, a turning point in the history of Eurasia. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **44** : 117-139.

BEDEN, M., 1976. — Les Proboscidiens. *In* : La Préhistoire française (H. de LUMLEY éd.). Paris, CNRS, **1** (1) : 416-418.

BONIFAY, E. & A. PONS, 1972. — Stratigraphie et âge du gisement ancien de Durfort (Gard). *C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, **2** : 605.

BONIFAY, M. F., 1980. — Relations entre les données isotopiques océaniques et l'histoire des grandes faunes européennes plio-pléistocènes. *Quat. Res.*, **14** : 251-262.

BRUGAL, J.-P., 1983. — Applications des analyses multidimensionnelles à l'étude du squelette des membres des grands bovidés pléistocènes (grottes de Lunel-Viel, Hérault) ; perspectives évolutives. Thèse Doct. 3e cycle, Université Aix-Marseille II, 450 p. (polycopié).

— 1984. — Contribution à l'étude des grands bovidés Plio-pléistocènes d'Europe Occidentale. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **298** (2) : 671-674.

— 1984-85. — Le *Bos primigenius* Boj., 1827 du Pléistocène moyen des grottes de Lunel-Viel (Hérault). *Bull. Mus. Anthropol. préhist.* Monaco, **28** : 7-62.

— 1991. — Evolution and paleoecology of pleistocene Bison in Western Europe. Symp. Ongulés/ Ungulates 91, Toulouse, sept. 1991, abstracts : 15.

CAZALIS DE FONTDOUCE, 1870. — Sur la rencontre de quelques ossements fossiles dans les environs de Durfort (Gard). *Bull. Soc. géol. Fr.*, **27** (3) : 264-267.

— 1900. — L'Hérault aux temps préhistoriques. Géographie générale de l'Hérault. *Société languedocienne de Géographie*, 195 p.

CHALINE, J., 1972. — Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. Systématique, Biostratigraphie, Paléoclimatologie. *Cah. Paléontol.*, CNRS, 410 p.

DE GIULI, C., F. MASINI & D. TORRE, 1986. — The latest Villafranchian faunas in Italy : the Pirro Nord fauna (Apricena, Gargano). *Palaeontogr. ital.*, **74** : 51-62.

DE GIULI, C., F. MASINI & D. TORRE, 1990. — The latest Villafranchian faunas in Italy. The Pirro Nord local fauna (Apricena, Gargano). *Quartärpaläontol.*, Berlin, **8** : 29-34.

DEPÉRET, C., 1884. — Nouvelles études sur les Ruminants pliocènes et quaternaires d'Auvergne. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 3e sér., **12** : 247-284.

DRIESCH, A. von den, 1976. — A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Harvard University, *Peabody Mus. Bull.*, **1** : 137 p.

DUVERNOIS, M. P., 1990. — Les *Leptobos* (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien d'Europe occidentale. *Doc. Lab. Géol., Lyon*, **113** : 213 p.

FAURE, M., 1985. — Les hippopotames non insulaires d'Europe occidentale. *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, **23** : 13-79.

FLEROW, K. K., 1969. — Die *Bison*-reste aus den kiesen von Süssenborn bei Weimar. *Paläont. Abh. A*, **3** (3-4) : 489-530.

— 1975. — Die *Bison*-reste aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf. *Quärtarpälaontol.*, Berlin, **23** (2) : 171-199.

— 1979. — Systematic and evolution. *In* : V. E. SOKOLOV (ed.), European Bison morphology, systematics, evolution, ecology. USSR Academy of Sciences, Soviet Committee for the UNESCO program MAB, Moscow : Nauka : 9-127 (en russe ; traduction anglaise Division des Services multilingues, Canada).

FISCHER, K. H., 1965. — *Bison*-reste (*Bison schoetensacki voigtstedtensis* ssp. n.) aus des altpleistozänen Tonen von Voigstedt in Thüringen. *Paläont. Abh. A* , **2** (2-3) : 365-377.

GARRIGOU, F., 1874. — L'éléphant fossile de Durfort (Gard). *La Nature*, **2** (1) : 385-387.

GAUDRY, A., 1893. — L'éléphant de Durfort (Gard). Volume commémoratif du Centenaire de la fondation du Muséum, Paris. *Bull. Soc. Etud. Sci. nat. Nîmes*, 1894 : 62-79.

GERVAIS, P., 1874. — Sur un Éléphant (*Elephas meridionalis*) découvert à Durfort par MM. Cazalis de Fontdouce et Ollier de Marichard. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **2** : 13-14.

— 1875. — Produit des fouilles poursuivies à Durfort par M. Cazalis de Fontdouce pour le Muséum d'Histoire naturelle. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **4** : 314.

— 1877. — Présence du brochet dans le gisement de Durfort. *J. Zool.*, **6** : 280.

GUÉRIN, C., 1980. — Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, **79** (2) : 423-783.

— 1982. — Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios*, **15** (4) : 593-598.

KOSTOPOULOS, D. S. & G. D. KOUFOS, 1994. — The plio-pleistocene artiodactyls of Macedonia (Northern Greece) and their biostratigraphic significance ; preliminary report. *C. r. Acad. Sci., Paris*, sér. II, **318** : 1267-1272.

MARTINEZ, B., 1992. — Revision sistematica de la fauna de macromamiferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada, España). *In* : Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia, J. GIBERT (coord.), Ayuntamiento de Orce ed. : 21-85.

MOULLE, P. E., 1992. — Les grands mammifères du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes Maritimes). Étude paléontologique des Carnivores, Équidés, Suidés et Bovidés. Thèse Doct. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 365 p. ronéo.

MOYA-SOLA, S., 1987. — Los Bovidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España). *Paleontol. I Evol.*, Mem. Esp., **1** : 181-236.

OSBORN, H. F., 1942. — Proboscidea. New York : American Museum Press, **2** : 805-1675.

SALA, B., 1987. — *Bison schoetensacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Mid-Pleistocene, Italy) and revision of the European species of bison. *Palaeontogr. ital.*, **74** (1986) : 113-170.

SAPORTA, G. DE, 1894. — Sur les rapports de l'ancienne flore avec celle de la région provençale actuelle. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **40** : 10-36.

SCHERTZ, E., 1936*a*. — Zur Unterscheidung von *Bison priscus* Boj. und *Bos primigenius* Boj. an Metapodien und Astragalus, nebst Bemerkungen über einige diluviale Fundstellen. *Senckenbergiana*, **18** (1-6) : 37-71.

— 1936*b*. — Der Geschletsunterschied an Metapodien von *Bison*. *Senckenbergiana*, **18** (1-6) : 357-381.

SHER, A., 1992. — Beringia fauna and early quaternary mammalian dispersal in Eurasia : ecological aspects. *Courier Forschinst. Seckenberg*, **153** : 125-133.

SUC, J.-P., 1976. — La végétation au Pléistocène inférieur en Languedoc méditerranéen. Roussillon et Catalogne. *In* : La Préhistoire française (H. de LUMLEY éd.), Paris. CNRS, I (1) : 472-475.

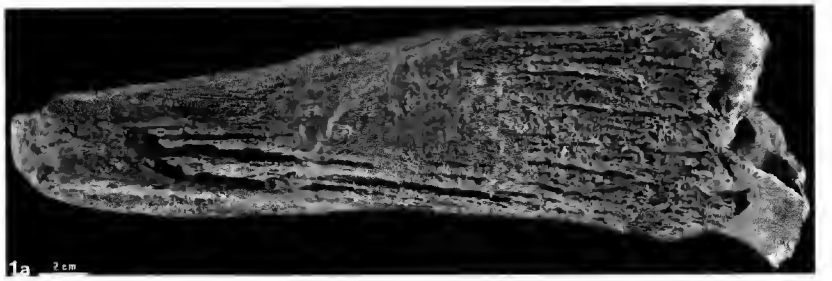
TORREVICO, V. de, 1873. — L'éléphant de Durfort. *Le Messager du Midi*, 13 juin 1873.

Manuscrit reçu le 5 novembre 1993.
Manuscrit révisé reçu le 3 juin 1994.

PLANCHE I

Chevilles osseuses du *Bison schoetensacki* de Durfort

1. — DUR-002, gauche : a, vue supérieure ; b, vue postérieure ; c, vue inférieure.
2. — DUR-228, vue latérale (postérieure ?).



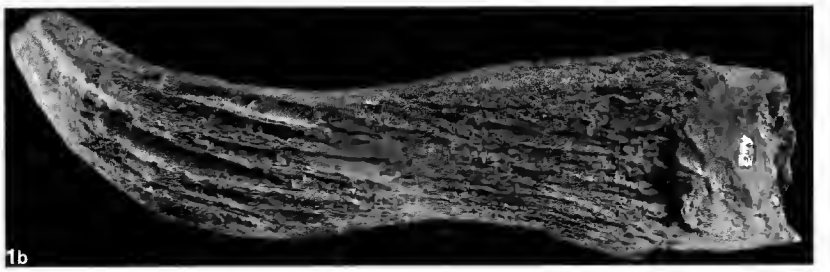


PLANCHE I

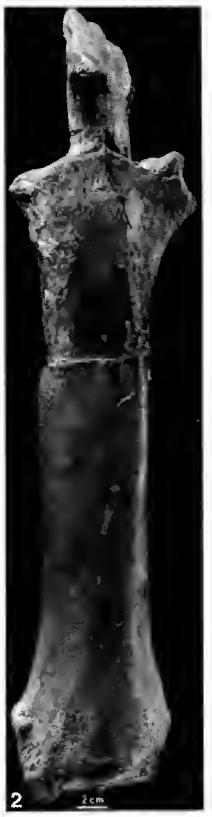
PLANCHE II

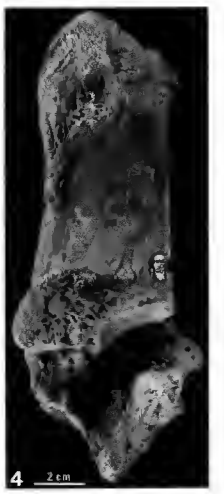
1. — Métacarpiens gauches : de gauche à droite : DUR-106, femelle ; DUR-105 et DUR-107, mâles.
2. — Métatarsiens gauches : de gauche à droite : DUR-008, mâle ; DUR-007, femelle.

PLANCHE II

PLANCHE III

1. — Mandibule gauche, DUR-160, vue occlusale.
2. — Radio-cubitus gauche DUR-241 + DUR-242, mâle.
3. — Extrémité distale de tibia gauche DUR-039 : a, face antérieure ; b, vue de l'extrémité.
4. — Calcanéum gauche, vue interne, DUR-006.
5. — Talus droit, DUR-043 et cubo-naviculaire gauche, DUR-026.





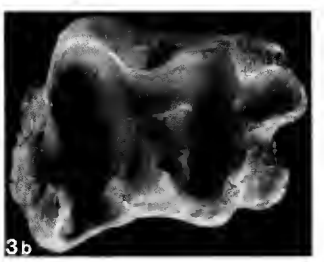


PLANCHE III

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (1995),
section C, n° 2-4 : 383-401.

Les concentrations ferro-manganésifères des Carpates orientales : le gisement de Oiţa (Roumanie)

par Elena-Adriana PERSEIL, Rudolf GIOVANOLI et Alexandre VODA

Résumé. — Les concentrations ferro-manganésifères des Carpates orientales sont enfermées dans un horizon de quartzites noirs de la série cambrienne de Tulghes. Cette série cambrienne appartient aux formations métamorphiques de la nappe alpine sub-bucovinienne. Les corps minéralisés de forme lenticulaire sont constitués d'une alternance de carbonates, silicates et oxydes ferro-manganésifères. La plupart des oxydes résultent de l'oxydation des carbonates et des silicates, à l'exception des grenats qui subissent une légère hydrolyse suivie d'un remplacement, soit par les carbonates, soit par des termes de la série cryptomélane-hollandite. Parmi les produits d'oxydation, un oxyde identique à la phase ε-MnO_2 (utilisée dans l'industrie des piles sèches sous le nom de FARADISER M) a été découvert ; les liens paragénétiques de cet oxyde ont été mis en évidence.

Mots-clés. — Oiţa (Roumanie), Carpates orientales, concentrations ferro-manganésifères, carbonate, silicate, birnessite, takanelite, nsutite, cryptomélane, hollandite, ε-MnO_2.

Abstract. — *The Ferromanganese formations in the Eastern Carpathians : the ore deposits of Oiţa (Romania).* In the northeast of Romania the metamorphic formations in the alpine sub-bucovian nappe of the Eastern Carpathians include ferromanganese concentrations (to which sulfides are associated) from the Cambrian series of Tulghes.

The ore deposit of Oiţa is enclosed in the horizon of black quartzites which is considered as a facial lithologic reference. This ore deposit is part of a group of deposits in the north of Moldavia known as Iacobeni-Sarul Dornei. The ore bodies have a lenticular shape and are intercalated in black quartzite horizons in a concordant manner. They consist of an alternation of carbonates, silicates, and oxides. In the Oiţa deposit we have rarely found primary oxides, compared to what is known in other deposits of that group. It consists mainly of pyrophanite and Mn-ilmenite. The carbonate bands at the base of the body of Oiţa shows numerous inclusions of iron and copper as well as sulpharsenides of cobalt and nickel. Within the ore, however, the content in transition elements is low. The overall analyses of the ore are situated in the region of hydrothermal concentration near the alpine ore bodies in the diagram of BONATTI *et al.* (1972). Except for the garnets, most of the oxides of the Oiţa deposit are the result of the oxidation of carbonates and silicates. The Oiţa garnets are rather rich in iron. Their content in almandine varies between 2 and 20 %, their content in spessartine between 70 and 87 %.

Two cases were observed : these garnets have undergone a slight hydrolysis that is difficult to show. The hydrolyzed part of the garnets has been readily replaced by rhodochrosite that oxidises fast to takanelite. In other places a network of fissures can be observed that affects the garnet planes ; pure cryptomelane enters into these fissures and progressively replaces the garnet. Intermediate members of the cryptomelane-hollandite series fill the veinlets of amphibolites.

Whenever birnessite-takanelite is the product of the oxidation of a rhodochrosite rich in iron and at the time characterized by an overgrowth of iron sulfides under way of oxidation, its transformation leads to a particularly disordered variety of nsutite (γ-MnO_2) that has been named ε-MnO_2. This phase is hexagonal, not orthorhombic, and is produced industrially for dry battery purposes and marketed under

the trade name FARADISER M. γ-MnO_2 is also produced on an industrial scale and marketed under the trade name FARADISER WS (both by SEDEMA Ltd., Tertre, Belgium).

Keywords. — Oiţa (Romania), Eastern Carpathians, ferromanganese formations, carbonates, silicates, birnessite, takanelite, nsutite, ε-MnO_2, cryptomelane, hollandite.

E.-A. PERSEIL, *Laboratoire de Minéralogie du Muséum national d'Histoire naturelle, URA n° 736, 61, rue Buffon, F-75005 Paris.*
R. GIOVANOLI, *Laboratorium für Elektronenmikroskopie, Universität Bern, Freiestrasse 3, CH-3000 Bern 9.*
A. VODA, *Institutul de Geologie si Geofizica, Str. Caransebes, 1, 78344 Bucarest, Roumanie.*

La nappe alpine sub-bucovinienne des Carpates orientales contient dans les formations métamorphiques de son socle (SANDULESCU, 1975, 1984 ; VODA & VODA 1989) (fig. 1, 2 et 3), des concentrations ferro-manganésifères exploitées. Au sein des formations métamorphiques, les concentrations ferro-manganésifères auxquelles sont associés des sulfures stratiformes constituent la série cambrienne de Tulghes. Le gisement de Oiţa, comme tous les autres gisements manganésifères des Carpates orientales, est contenu dans l'horizon de quartzites noirs, qui est considéré comme un repère lithologique du faciès (IANOVICI, 1956) ; ce gisement fait partie du groupe Iacobeni-Sarul Dornei. De forme lenticulaire, les corps minéralisés, dont les dimensions peuvent varier de quelques centimètres à quelques centaines de mètres, intercalés

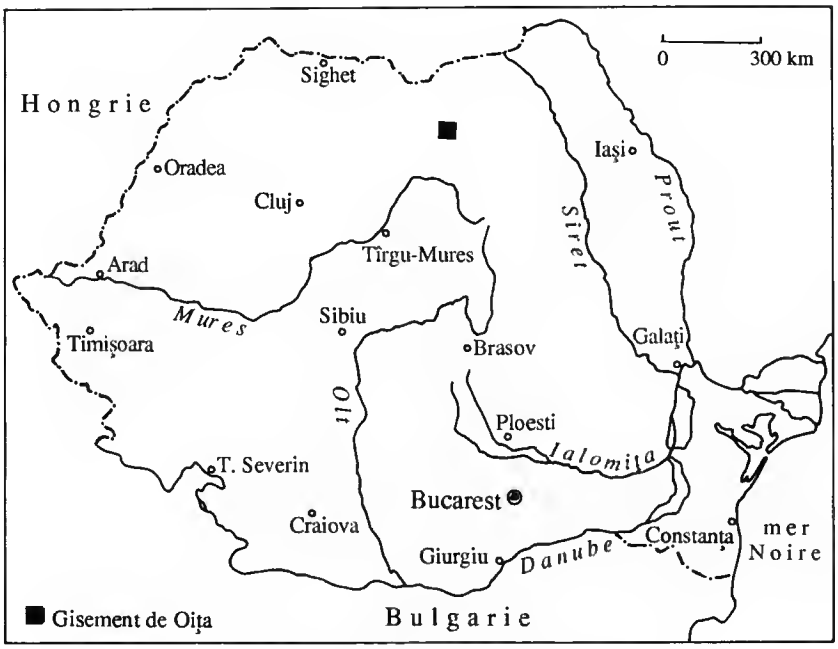


FIG. 1. — Localisation du gisement de Oiţa.
Localisation of the ferro-manganese concentration of Oiţa.

d'une manière concordante dans l'horizon de quartzites noirs, sont constitués d'une alternance de carbonates, silicates et oxydes. La présence de quelques sulfures associés aux paragénèses ferro-manganésifères a été signalée (BALAN, 1976).

Une texture rubanée discrète, à l'intérieur des corps minéralisés, résulte de l'alternance de bandes rose pâle de silicates ferro-manganésifères (grenats, amphiboles, rhodonite, pyroxmangite) avec des bandes gris brunâtre de carbonates (kutnahorite). Des filons gris-rose de carbonates (rhodochrosite) associés au quartz, traversent la texture rubanée.

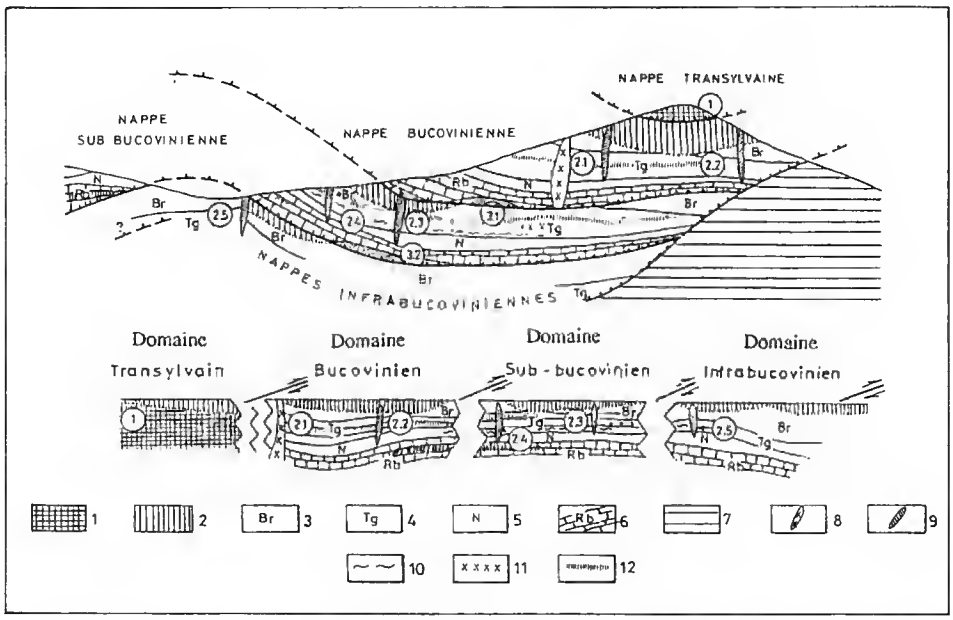


FIG. 2. — Coupe géologique schématique avec la métallogenèse de la zone cristalline-mésozoïque des Carpates orientales : en bas les successions avant les charriages mésozoïques (VODA & VODA, 1989). 1 . Ophiolites (dans les nappes transylvaines) ; 2 : Sédiments mésozoïques ; 3 : Série de Bretila (Br) ; 4 : Série de Tulghes (Tg) ; 5 : Série de Negrisoara (N) ; 6 : Série de Rebra (Rb) ; 7 : Flysch crétacé, la série de Sinaia ; 8 : Le massif alcalin Ditrau ; 9 : Zones minéralisées de la métallogenèse préalpine ; 10 : Minéralisations manganésifères ; 11 : Barytine ; 12 : Sulfures métalliques.

Métallogenèse alpine. 1 : Trias, sulfures métalliques triasiques. 2, Jurassique : 2.1, le massif alcalin Ditrau ; 2.2, les gisements de barytine ; 2.3, le gisement de fer et barytine de Delnita ; 2.4, les concentrations de sulfures métalliques de Fluturica ; 2.5, les concentrations de sulfures métalliques de Barnar. 3, Crétacé : 3.1, talc sur les dolomies de la série de Rebra ; 3.2, talc sur les dolomies de la série de Rebra.

Simplified geological section from the mesozoic of the Eastern Carpathes including the metallogenesis of the cristalline zona : at the base are figured the mesozoic overthrust (VODA & VODA, 1989). 1 : *Ophiolites* ; 2 : *mesozoic sediments* ; 3 : *Serie of Bretila (Br)* ; 4 : *Serie of Tulghes (Tg)* ; 5 : *Serie of Negrisoara (N)* ; 6 : *Serie of Rebra (Rb)* ; 7 : *cretaceous flysch from the serie of Sinaia* ; 8 : *Massif of Ditrau* ; 9 : *Mineralised levels of the prealpine metallogenesis* ; 10 : *Manganiferous concentrations* ; 11 : *Barytine* ; 12 : *metal-sulphides.*

Alpine metallogenesis : 1 : *Triassic metal-sulphides* ; 2, *Jurassic* : 2.1, *massif of Ditrau* ; 2.2, *Barytine concentration* ; 2.3, *Ferro-barytine concentration of Delnita* ; 2.4, *metal-sulphides concentration of Fluturica* ; 2.5 : *metal-sulphides of Barnar* ; 3, *Cretaceous* : 3.1, *steatite of the Serie of Rebra* ; 3.2, *steatite of the Serie of Rebra.*

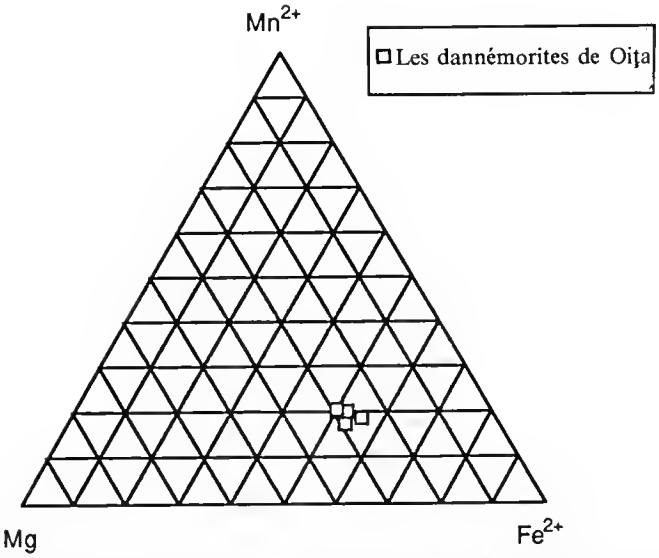


FIG. 3. — Variation de la composition des dannémorites de Oiţa dans le diagramme triangulaire : Mn^{2+}-Mg-Fe^{2+}.
Variation of the composition of dannemorite from Oiţa in the diagram of Mn^{2+}-Mg-Fe^{2+}.

MINÉRALOGIE

Les oxydes primaires, dans le gisement de Oiţa, sont représentés seulement par des lamelles de pyrophanite ($MnTiO_3$, tabl. II) associées aux silicates (et notamment à la pyroxmangite), par des inclusions de pyrophanite ferrifère (tabl. I) dans les amphiboles manganésifères. La composition ponctuelle de ces amphiboles (tabl. III, fig. 3) permet de les classer parmi les termes de la dannémorite (LEAKE, 1978). Les lamelles de pyrophanite (associées à la pyroxmangite) possèdent une composition qui s'inscrit dans le domaine des pyrophanites classiques (CRAIG *et al.*, 1985), alors que la composition ponctuelle des inclusions dans les plages de dannémorite des pyrophanites ferrifères présente une large variation (fig. 4). Le polymétamorphisme subi par les dépôts primaires manganésifères de Oiţa serait susceptible d'expliquer cette importante variation de la composition ponctuelle (PINET & SMITH, 1985 ; SMITH & PINET, 1985). Le caractère ferro-manganésifère des concentrations de Oiţa semble ainsi exprimé à partir des dépôts initiaux. Le minerai exploité dans ce gisement, comme d'ailleurs celui des autres gisements manganésifères des Carpates orientales, résulte de l'altération des carbonates et silicates, quand il n'est pas étroitement lié au réseau de cassures et de solutions tardives.

Les carbonates, dont la composition ponctuelle est variable, représentent la phase prédominante dans la lentille manganésifère de Oiţa. Pour BALAN 1976, les carbonates manganésifères détenaient déjà la première place paragénétique dans les dépôts primaires des concentrations du groupe, dont Oiţa fait partie. La composition ponctuelle des carbonates, en

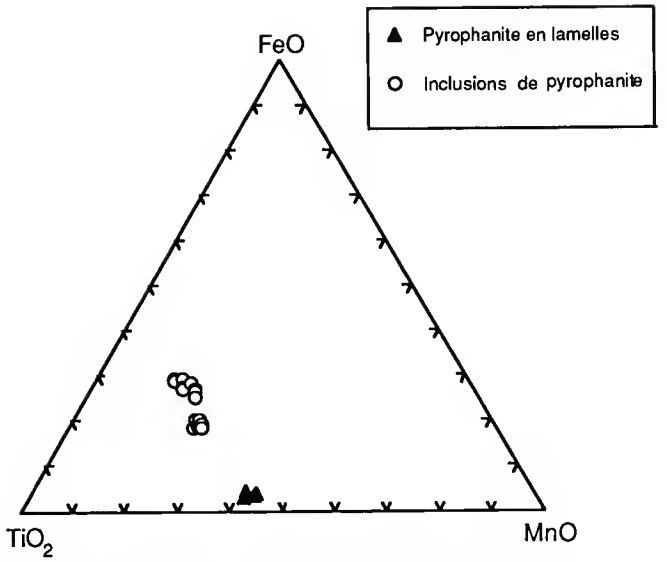


FIG. 4. — Position de la composition des pyrophanites de Oiţa, dans le diagramme : MnO-TiO_2-FeO.
Position in the diagram of the composition of pyrophanites from Oiţa : MnO-TiO_2-FeO.

TABLEAU I. — Composition ponctuelle de la pyrophanite ferrifère, en inclusions.

	1	2	3	4	5	6	7
TiO_2	55.31	57.65	56.12	55.10	55.72	54.94	56.05
FeO	20.11	18.53	18.63	19.10	20.11	19.36	18.40
MnO	23.18	24.02	24.57	24.62	24.68	24.77	25.54
Σ	98.60	100.20	99.32	99.82	100.51	99.07	99.99
Ti	1.040	1.051	1.040	1.031	1.032	1.052	1.030
Fe^{2+}	0.420	0.372	0.382	0.390	0.393	0.404	0.374
Mn	0.491	0.492	0.510	0.521	0.522	0.523	0.491

Conditions analytiques pour l'analyse ponctuelle : microsonde électronique CAMEBAX du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. 15kV,10nA., temps d'intégration 6s.

Standards et lignes utilisées : rhodonite (Mn Kα), Fe métal (Fe Kα), TiO_2 (Ti Kα), galène (Pb Mβ), Co métal (Co Kα), Cu métal (Cu Kα), Ni métal (NiKα), wollastonite (Si Kα), orthose (K Kα), albite (Na Kα), barytine (Ba Lα), strontianite (Sr Lα).

TABLEAU II. — Composition ponctuelle de la pyrophanite en lamelles.

	1	2	3	4	5	6
TiO_2	53.61	54.85	54.70	54.83	51.44	52.76
FeO	4.26	2.86	4.23	3.46	3.55	3.15
MnO	40.38	40.58	40.64	41.41	42.17	42.60
SiO_2	0.36	0.90	0.66	0.00	0.81	1.01
MgO	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
CaO	0.06	0.11	0.06	0.08	0.03	0.06
Σ	98.67	99.30	100.29	99.78	98.00	99.58
Ti	1.013	1.020	1.014	1.018	0.981	0.988
Fe^{2+}	0.089	0.059	0.087	0.076	0.017	0.065
Mn	0.859	0.850	0.848	0.863	0.905	0.899
Si	0.008	0.022	0.016	0.000	0.020	0.025

TABLEAU III. — Composition ponctuelle de la dannémorite de Oiţa.

	1	2	3	4	5	6
SiO_2	50.76	50.20	50.35	50.43	49.91	51.50
Al_2O_3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00
TiO_2	0.05	0.00	0.18	0.01	0.00	0.01
FeO	28.36	29.30	26.81	27.16	27.03	26.66
MnO	9.14	9.77	10.20	10.46	10.82	10.99
MgO	8.76	7.50	7.95	7.98	8.80	8.71
Na_2O	0.04	0.00	0.21	0.01	0.04	0.02
CaO	0.17	0.17	0.18	0.22	0.15	0.26
CoO	0.05	0.12	0.17	0.01	0.12	0.01
H_2O	1.91	1.88	1.88	1.88	1.89	1.92
Σ	99.79	98.94	97.93	97.96	98.79	100.07
Si	7.960	7.982	8.018	8.021	7.913	7.985
Al	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Ti	0.005	0.000	0.021	0.001	0.000	0.001
Fe^{2+}	3.719	3.896	3.571	3.612	3.583	3.477
Mn	1.214	1.315	1.376	1.409	1.452	1.451
Mg	2.046	1.777	1.887	1.891	2.078	2.025
Ca	0.029	0.029	0.029	0.036	0.025	0.042
Na	0.011	0.000	0.064	0.002	0.013	0.004
Ca	0.029	0.029	0.036	0.042	0.025	0.042
Co	0.017	0.015	0.021	0.001	0.014	0.001
Σ	7.065	7.061	6.984	6.993	7.190	7.042

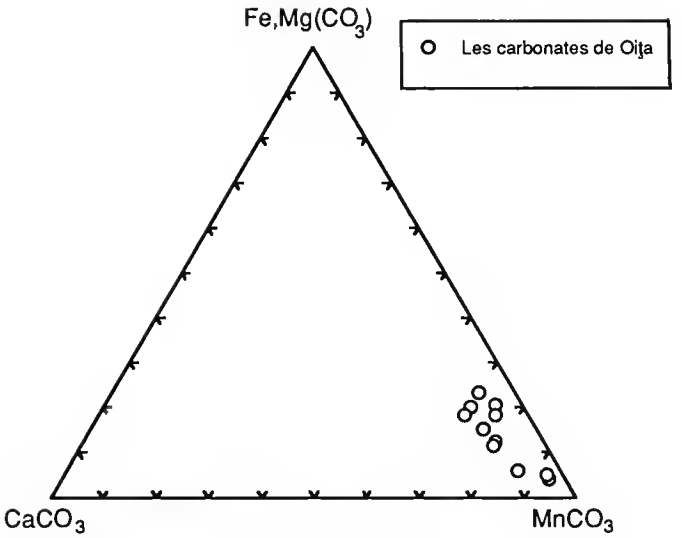


FIG. 5. — Position de la composition des carbonates de Oiţa dans le diagramme triangulaire : $CaCO_3$-$MnCO_3$-$(Mg,Fe)CO_3$.

Position in the diagram of the composition of carbonates $CaCO_3$-$MnCO_3$-$(Mg, Fe)CO_3$.

bandes, est donnée dans le diagramme triangulaire (fig. 5). De nombreux filons de rhodochrosite et de calcite manganésifère largement cristallisées coupent la lentille de Oiţa ; leur composition ponctuelle n'a pas été portée sur le diagramme.

Des sulfures et des sulfoarséniures ont été observés en inclusions dans les minéralisations de Oiţa ; leurs dimensions varient entre 1 µm et 400 µm. A la base de la lentille ferro-manganésifère, les bandes de carbonates renferment de nombreux îlots de pyrite, riche en cobalt, en nickel et en arsenic. Cette pyrite est souvent transformée en magnétite. L'analyse ponctuelle de ces pyrites indique des traces sensibles d'arsenic, qui peuvent atteindre jusqu'à 3 % en poids, du cobalt ou du nickel qui dépassent souvent 3 % en poids et des traces significatives d'or, d'argent et de bismuth. Des fantômes résiduels de pyrrhotite témoignent de la présence d'un milieu oxydant. Nous avons découvert dans le même niveau, à la périphérie de ces îlots de pyrite transformée en magnétite, de nombreuses inclusions de sulfoarséniures de cobalt et de nickel, ainsi que des îlots de chalcopyrite. Dans les bandes de silicates manganésifères, les grenats sont particulièrement riches en inclusions de sulfoarséniures de cobalt et de nickel.

De nombreuses inclusions, qui prennent parfois l'aspect de nuages opaques, perturbent la transparence des plages de rhodochrosite, que l'oxydation n'a pas entamée. Des inclusions du même type ont été mises en évidence à la périphérie des plages de grenats. L'analyse ponctuelle à la microsonde (sur les plages dépassant 5 µm, tabl. IV) a révélé la présence de deux sulfoarséniures de cobalt, la *cobaltite (CoAsS pseudo-cubique)* et l'*alloclastite (CoAsS-orthorhombique)*. Certaines inclusions présentent des formes automorphes (fig. 6). On

TABLEAU IV. — Composition ponctuelle des sulfoarséniures de Oiţa, en atome %

As	S	Co	Ni	Fe	Zn	Ag	Au	Bi	Sb	Mn
30.34	34.17	30.46	1.81	0.14	0.00	0.04	0.00	0.11	0.16	2.70
30.88	33.69	30.42	1.40	0.94	0.00	0.00	0.00	0.00	0.19	2.48
31.37	34.04	29.26	4.43	0.50	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.15
30.37	34.45	29.09	3.61	0.43	0.03	0.00	0.00	0.04	0.20	1.78
30.94	35.13	28.10	2.28	2.82	0.09	0.02	0.03	0.06	0.00	0.51
31.20	34.80	28.97	1.22	2.94	0.03	0.05	0.12	0.00	0.00	0.62
30.57	34.66	28.96	2.35	0.82	0.05	0.00	0.03	0.08	0.09	2.37
31.22	34.10	28.49	3.37	0.15	0.00	0.00	0.08	0.00	0.04	2.13
29.31	35.53	27.97	4.29	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.78	1.28
32.25	33.00	27.15	5.69	0.69	0.00	0.08	0.00	0.06	0.00	1.09
30.97	35.32	26.21	4.69	1.15	0.00	0.03	0.00	0.03	0.07	1.47
31.98	34.28	24.24	5.20	3.71	0.00	0.02	0.01	0.00	0.00	0.52
31.07	33.73	24.79	6.17	1.22	0.23	0.04	0.00	0.00	0.07	2.51
31.58	33.88	23.25	7.56	1.54	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	2.15
31.31	33.53	23.11	8.43	0.99	0.05	0.00	0.06	0.03	0.24	2.24
31.99	33.51	23.06	6.74	1.65	0.00	0.00	0.00	0.02	0.09	2.93
31.90	33.86	22.84	8.16	1.41	0.05	0.00	0.00	0.00	0.01	1.76
33.21	31.78	22.63	8.33	2.78	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	1.22
32.57	32.22	18.28	10.10	5.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
32.48	31.47	13.18	13.08	5.71	0.00	0.00	0.78	0.13	0.08	3.06
33.15	31.94	11.10	16.55	5.57	0.08	0.03	0.00	0.00	0.08	1.50
32.14	33.36	10.66	14.17	8.91	0.03	0.09	0.00	0.03	0.04	0.57
33.75	31.76	9.84	17.29	5.61	0.15	0.00	0.00	0.00	0.12	1.45
33.27	32.00	8.50	16.68	8.30	0.11	0.00	0.02	0.00	0.02	1.01
36.29	28.83	8.08	21.16	4.19	0.00	0.10	0.06	0.00	0.11	1.16
31.66	32.92	7.72	18.56	6.45	0.08	0.00	0.01	0.00	0.07	2.37
32.86	32.75	7.63	16.96	8.47	0.23	0.00	0.01	0.00	0.04	0.97
34.85	30.25	7.05	20.83	4.30	0.00	0.00	0.03	0.00	0.10	2.49

remarque aussi des termes plus riches en nickel assez proches de la gersdorffite. Nos analyses ponctuelles attestent aussi de la présence du manganèse, qui n'a jamais été signalé dans ces phases (jusqu'à 3 % en atome), aussi bien dans les plages d'alloclastite que dans les plages de cobaltite. La teneur en fer de ces plages est plus importante que dans les échantillons d'alloclastite des Hautes-Alpes (France) analysés par MAUREL & PICOT, 1973. Le fer et le manganèse ont sans doute un rôle à jouer dans les possibilités de substitution. Les caractères optiques de l'alloclastite sont assez typiques et diffèrent de ceux de la cobaltite par la couleur blanche, l'anisotropie nette et la présence des macles polysynthétiques ; la détermination de l'alloclastite a aussi été confirmée par un diagramme de poudre. On peut constater dans le

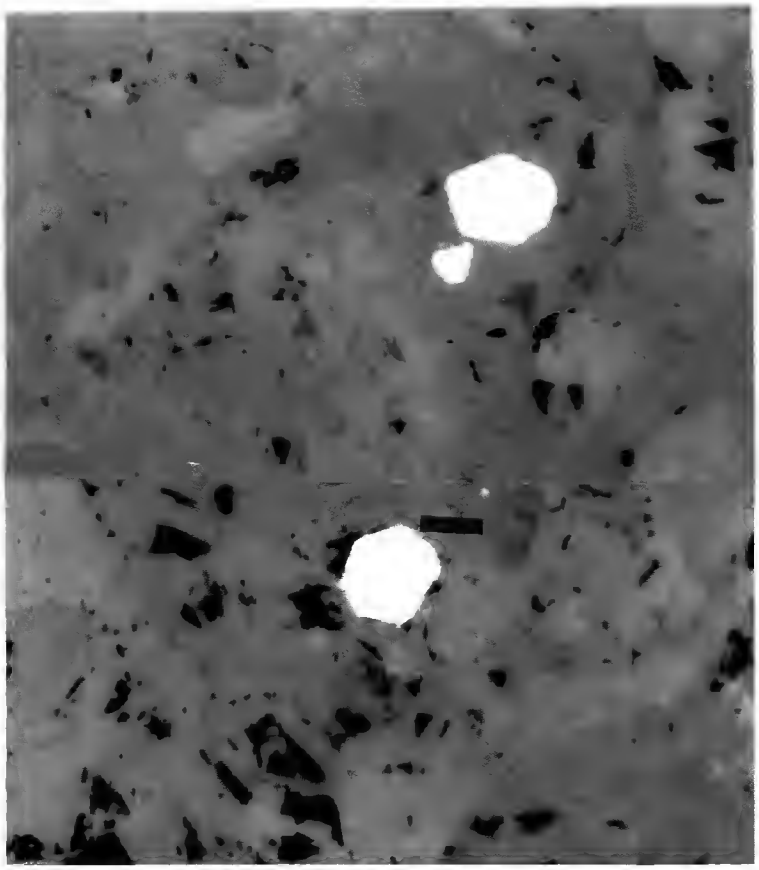


FIG. 6. — Inclusions de cobaltite automorphe (légèrement corrodée) dans une plage de rhodochrosite. Lumière naturelle réfléchie ; le tiret = 30 μm.

Automorph inclusions of cobaltite included in rhodochrosite ; scale bar 30 μm.

diagramme triangulaire (fig. 7), que les analyses ponctuelles de ces inclusions de sulfoarséniures définissent un champ assez large, qui est superposable à celui des cobaltites, alloclastites et gersdorffites analysées par POLUSHKINA & SIDORENKO (1963), par BORISHANSKAYA *et al.*, (1965), et par PETRUK *et al.*, (1971), ou à celui des cobaltites et alloclastites analysées par MAUREL & PICOT (1973). L'association de la cobaltite avec l'alloclastite a été signalée pour la première fois dans les Hautes-Alpes (MAUREL & PICOT, 1973). L'association de ces deux variétés dimorphes de CoAsS a été interprétée, grâce aux travaux de synthèse dans le système $CoAs_2$-CoS_2, comme le témoignage du changement du milieu ; l'alloclastite est une phase stable dans ce système et sa transformation en cobaltite est due à une très faible augmentation du rapport S/As, dans ce minéral. Dans le cas présent, la coexistence de la cobaltite avec l'alloclastite indique des variations rapides dans les conditions de formation qui ont permis la mise en place simultanée des deux variétés dimorphes de CoAsS. L'alloclastite se forme dans un milieu riche en arsenic ;

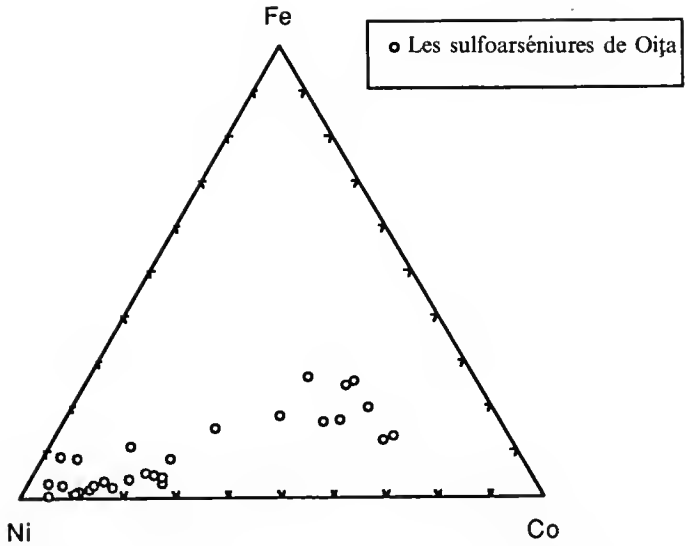


FIG. 7. — Position des inclusions de sulfoarséniures de cobalt et de nickel, dans le diagramme triangulaire.
Inclusions location of Cobalt and nickel Sulpharsenid in the diagram Co-Ni-Fe.

le milieu s'enrichit ultérieurement en soufre, ce qui explique la transformation de l'alloclastite en cobaltite.

Les formations primaires de Oiţa contenaient donc des bancs ferro-manganésifères riches en éléments de transition. A l'échelle du minerai de Oiţa, la teneur en éléments de transition est cependant faible ; plusieurs analyses complètes des échantillons de minerai montrent une composition chimique comparable à celle des gisements alpins (PETERS, 1984 ; PERSEIL & LATOUCHE, 1989). Dans le diagramme de BONATTI *et al.*, 1972, le gisement de Oiţa se situe dans le domaine des concentrations hydrothermales (fig. 8) à l'intérieur des gisements alpins.

Les grenats des formations de Oiţa apparaissent en minces intercalations ; associés le plus souvent aux amphiboles et aux carbonates, de dimensions variables, ils sont assez riches en fer ; leur proportion en spessartite varie entre 70 et 87 % mol. et celle en almandin entre 2 et 20 % mol. La composition ponctuelle de ces grenats (tabl. V) apparaît cependant dans le diagramme triangulaire (fig. 9) moins dispersée que celle des grenats des grands gisements alpins (MOTTANA, 1986).

Les bandes de carbonates manganésifères sont traversées par des filons et filonets de **rhodonite associée à la pyroxmangite** ; il s'agit de deux inosilicates polymorphes pour le pôle $MnSiO_3$, dont le dernier est stable à plus haute pression et plus basse température (AKIMOTO & SYONO, 1972 ; MOMOI, 1974 ; MARESCH & MOTTANA, 1976). La composition de la pyroxmangite s'éloigne du pôle $MnSiO_3$ à température croissante (ITO, 1972) ; les deux polymorphes deviennent plus calciques à température plus basse (MOMOI, 1968). La

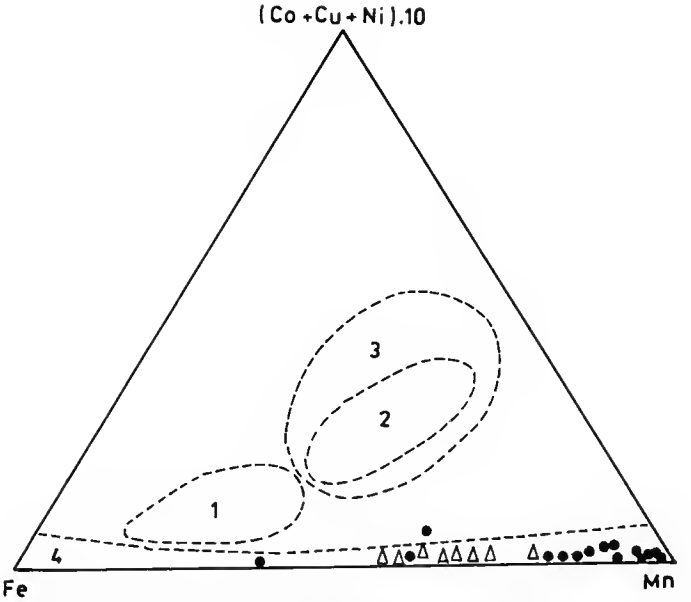


FIG. 8. — La position des échantillons de minerai de Oiţa dans le diagramme de BONATTI *et al.*, 1972. 1, pellicules ferro-manganésifères à la surface des basaltes. 2, Nodules polymétalliques. 3, Toutes formations à partir de l'eau de mer. 4, Formations liées à l'hydrothermalisme. Les points correspondent aux échantillons de minerai de gisements alpins ; les petits triangles aux échantillons de minerai de Oiţa.

Position of the Oiţa ore samples in the diagram of BONATTI et al., *1972.* 1 *: Ferro-manganese crust on basalts ;* 2, *Ferro-manganese nodules ;* 3, *All formations issued from sea water ;* 4, *Formations connected with hydrothermal activity. Samples from alpine ore deposits (dot), samples ore from Oiţa (triangle).*

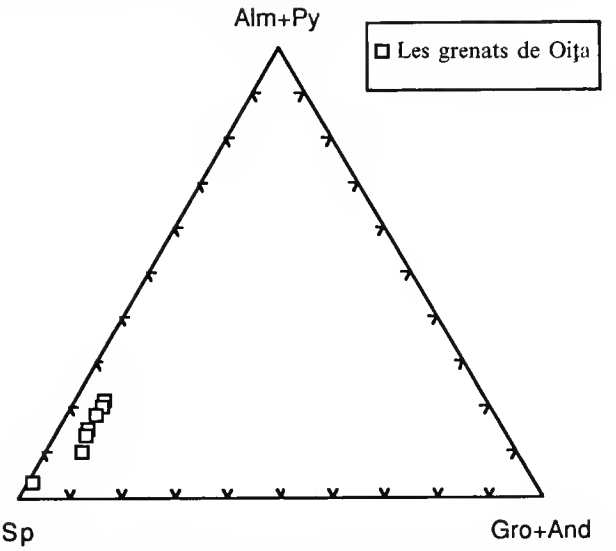


FIG. 9. — Variation de la composition des grenats dans le diagramme triangulaire : Sp (Mn^{2+}) - Alm + Py ($Mg + Fe^{2+}$) -Gro + And (Ca).

Variation composition of garnets in the diagram : Sp (Mn^{2+})-Alm + Py ($Mg + Fe^{2+}$)-Gro + And (Ca).

TABLEAU V. — Composition ponctuelle des grenats, dans les formations manganésifères de Oiţa.

	1	2	3	4	5	6	7
SiO_2	36.37	34.72	36.03	36.69	35.99	36.81	36.12
CaO	2.52	2.32	2.15	2.52	1.99	3.10	3.28
MnO	30.59	31.34	31.43	33.44	34.16	34.01	36.06
MgO	0.17	0.25	0.12	0.35	0.38	0.18	0.28
Cr_2O_3	0.19	0.12	0.07	0.11	0,02	0.24	0.08
FeO	8.26	8.26	7.65	6.38	5.40	3.85	1.15
Fe_2O_3	1.21	1.21	1.16	0.00	0.05	0.30	2.54
Al_2O_3	20.03	19.22	19.27	20.69	20.33	20.08	18.44
Σ	99.34	97.44*	97.98	100.18	98.32	98.57	97.95*
Si	5.99	5.87	6.02	5.97	5.98	6.05	6.03
Ca	0.44	0.42	0.38	0.44	0.35	0.54	0.58
Mn^{2+}	4.27	4.48	4.45	4.61	4.81	4.73	5.10
Mg	0.04	0.06	0.02	0.08	0.09	0.04	0.06
Cr^{3+}	0.02	0.01	0.00	0.01	0.00	0.03	0.03
Fe^{2+}	1.21	1.16	1.07	0.86	0.75	0.52	0.16
Fe^{3+}	0.06	0.15	0.14	0.00	0.00	0.03	0.31
Al	3.89	3.82	3.79	3.97	3.98	3.89	3.63
Σ	15.92	15.97	15.87	15.94	15.96	15.83	15.90
Al	0.20	0.19	0.18	0.14	0.12	0.09	0.02
Py	0.01	0.01	0.00	0.01	0.02	0.01	0.01
Sp	0.71	0.73	0.75	0.77	0.80	0.81	0.86
Gr	0.04	0.02	0.02	0.06	0.06	0.07	0.01
Ad	0.02	0.04	0.04	0.00	0.00	0.01	0.08
Ov	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

* L'état d'altération des grenats peut expliquer des Σ basses.

pyroxmangite de Oiţa (tabl. VIII) est nettement moins calcique que celle des schistes lustrés de la Haute-Maurienne (France) (CHOPIN, 1978). Le seul critère de distinction des deux polymorphes est l'angle 2V (CHOPIN, 1978). Les caractéristiques optiques de la pyroxmangite de Oiţa sont légèrement différentes de celles de la pyroxmangite associée à la rhodonite dans les schistes lustrés de Haute-Maurienne (France) (CHOPIN, 1978). C'est ainsi que le 2V varie ici entre 31°C et 52°C, alors que les valeurs du 2V de la rhodonite se groupent autour de 70°C. La précocité de la pyroxmangite est évidente dans le gisement de Oiţa. Cette position paragénétique, qui a déjà été mise en évidence dans d'autres gisements appartenant au même groupe (BALAN, 1976), correspond bien à la brusque mise sous pression au début du métamorphisme régional.

TABLEAU VI. — Composition ponctuelle des cryptomélanes de Oiţa (Epigénie des grenats)

	1	2	3	4	5	6
MnO_2	88.99	91.12	89.32	88.12	89.83	90.76
Fe_2O_3	0.54	1.29	1.15	1.35	0.85	0.88
K_2O	5.41	5.52	5.59	6.00	6.27	6.36
Na_2O	0.10	0.22	0.08	0.07	0.08	0.10
BaO	0.00	0.00	0.25	0.11	0.18	0.00
CaO	0.37	0.20	0.17	0.32	0.16	0.22
MgO	0.33	0.11	0.81	0.27	0.17	0.11
SiO_2	0.43	0.42	0.29	0.59	0.35	0.96
CoO	0.00	0.04	0.12	0.03	0.13	0.14
NiO	0.09	0.00	0.16	0.00	0.13	0.00
Σ	96.26	98.92	98.92	96.86	98.15	99.53
Mn^{4+}	7.62	7.61	7.46	7.53	7.60	7.53
Fe^{3+}	0.05	0.11	0.10	0.12	0.07	0.07
K	**0.85**	**0.85**	**0.86**	**0.94**	**0.98**	**0.97**
Na	0.02	0.05	0.01	0.01	0.01	0.02
Ca	0.04	0.02	0.02	0.04	0.02	0.02
Σ	0.91	0.92	0.89	0.99	1.01	1.01

Formule sur 16/O

PROCESSUS D'ALTÉRATION DES GRENATS

Dans les formations manganésifères, la constitution du minerai oxydé secondaire est fonction à la fois de la nature minéralogique des silicates et carbonates, et de leur environnement géochimique et climatique (PERSEIL & GRANDIN, 1985). Dans les formations de quartzites à grenats (spessartite), le remplacement des grenats par la cryptomélane ou par la cryptomélane-hollandite suit généralement leur hydrolyse et leur lessivage (PERSEIL & GRANDIN, 1985). En ce qui concerne le gisement de Oiţa, deux cas se présentent :

1 — Tantôt ces grenats ont subi une *faible hydrolyse*, qui n'est pas générale et qui est difficile à mettre en évidence. On constate en effet que la partie hydrolysée du grenat a été rapidement remplacée par des concrétions de rhodochrosite liée aux circulations tardives (fig. 10), et que le remplacement par la rhodochrosite, dans la partie centrale du grenat, est lié à un vaste réseau de fissures. Les concrétions de rhodochrosite s'oxydent rapidement en **birnessite**, il s'agit de la **takanelite (Ca, Na, K) (Mg, Mn) Mn_6O_{14} ; $5H_2O$** (fig. 10), le Ca > Na. La progression concomitante de l'hydrolyse et du remplacement par la rhodochrosite des produits de ce processus est suivie par l'oxydation en birnessite du carbonate.

2 — Tantôt l'on observe dans le gisement de Oiţa un réseau important de cassures à l'intérieur des grenats (fig. 11) ; à la faveur de ces cassures, **la cryptomélane (K_{1-2} Mn_8 O_{16}**

FIG. 10. — Grenat hydrolysé. La partie centrale hydrolysée du grenat a été remplacée par de fines concrétions de rhodochrosite (R). On peut constater dans la partie centrale des concrétions (flèche) le début de l'oxydation. Lumière naturelle transmise ; le tiret = 10 μm.

Hydralysed garnets. The central hydralysed part of the garnet is replaced by rhadachrasite light cancretians (R). A beginning of oxidation is seen in the central part af the cancretians (arraw). Transmitted natural light, scale bar 10 μm.

FIG. 11. — Remplacement du grenat par la cryptomélane à la faveur des cassures au voisinage d'une veinule postérieure de cryptomélane. Lumière naturelle transmise ; le tiret = 10 μm.

Replacement of the garnet by cryptomelane in the vicinity of cryptomelane fissure.Transmitted natural light, scale bar 10 μm.

xH_2O) s'infiltre et remplace progressivement le grenat. Ce processus est associé aux veinules postérieures de cryptomélane. Cette cryptomélane est pure et ne renferme pas d'autres cations dans sa structure, en dehors du potassium ; il s'agit donc du pôle potassique de la série isostructurale cryptomélane-hollandite (tabl. VI). Des termes intermédiaires de cette série (tabl. VII), progressivement enrichis en baryum ($[Ba,K]_{1-2}\ Mn_8\ O_{16}.xH_2O$), remplissent des filonets dans le niveau d'amphibolites de la même série de Tulghes. Le remplacement des grenats par la *birnessite* (takanelite) ou par la *cryptomélane*-hollandite est donc le résultat de processus distincts que l'on doit souligner : dans le premier cas, la takanelite est issue de l'oxydation d'une phase intermédiaire (carbonate) qui épigénise les produits de l'hydrolyse ; les îlots restants du grenat faiblement hydrolysé ainsi que des carbonates qui ont épigénisé ces produits en témoignent et, dans le deuxième cas, il s'agit d'une épigénie du grenat par le manganèse enrichi en potassium.

TABLEAU VII. — Composition ponctuelle des cryptomélanes-hollandites

	1	2	3	4	5	6
MnO_2	89.33	89.00	89.81	87.40	87.23	86.59
Fe_2O_3	0.84	0.98	0.68	0.48	0.38	0.30
K_2O	3.80	3.59	2.99	2.02	1.71	1.94
Na_2O	0.10	0.28	0.06	0.12	0.05	0.08
BaO	0.35	1.02	0.39	6.63	6.17	6.43
CaO	0.59	0.64	0.85	0.76	0.73	0.78
MgO	0.78	0.68	0.58	0.45	0.56	0.48
SiO_2	0.13	0.06	0.12	0.12	0.17	0.37
CoO	0.58	0.73	0.01	0.04	0.00	0.06
NiO	0.01	0.23	0.00	0.14	0.00	0.01
Σ	96.51	97.21	95.49	98.16	97.00	97.04
Mn4+	7.61	7.58	7.67	7.58	7.62	7.57
Fe3+	0.07	0.09	0.06	0.04	0.03	0.03
K	0.59	0.56	0.47	0.33	0.27	0.31
Na	0.02	0.06	0.02	0.02	0.01	0.02
Ba	0.01	0.05	0.02	0.33	0.31	0.32
Ca	0.07	0.08	0.11	0.10	0.09	0.10
Σ	0.68	0.75	0.62	0.78	0.68	0.75

Formule sur 16/O

OXYDATION DES CARBONATES ET DES SILICATES

La plupart des oxydes secondaires sont issus de l'oxydation des carbonates et des inosilicates cités ci-dessus : la pyroxmangite et la rhodonite. L'analyse microscopique en surface polie des échantillons dans la zone oxydée, confirmée par l'examen à l'aide des rayons X, a mis en évidence la prédominance de la birnessite-takanelite (Ca, Na, K)(Mg, Mn) Mn_6O_{14} ; $5H_2O$. La faible réflectance, le pléochroïsme intense et une forte anisotropie sont très caractéristiques

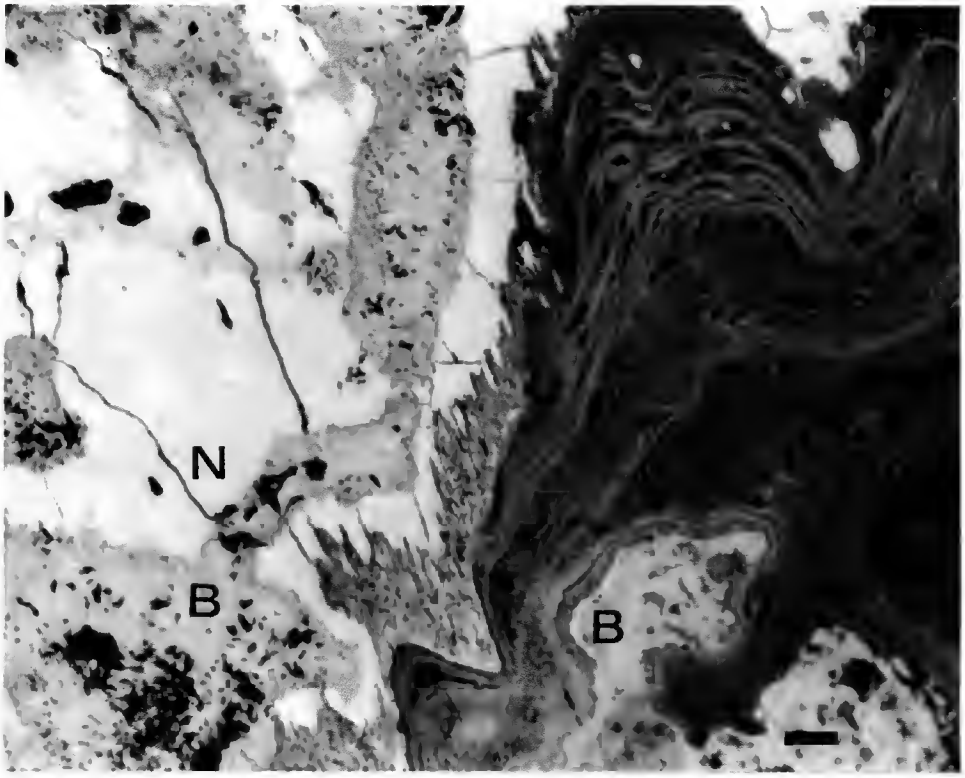


FIG. 12. — Concrétions de birnessite (B) et de nsutite (N) dans la zone d'oxydation de Oiţa. Lumière naturelle réfléchie ; le tiret = 10 μm.

Concretions of birnessite (B) and of Nsutite (N) in the Oiţa level. Reflected plain light, scale bar 10 μm.

TABLEAU VIII. — Composition ponctuelle des pyroxmangites de Oiţa

	1	2	3	4	5	6
SiO_2	48.15	46.41	48.13	47.37	47.76	46.21
FeO	3.56	5.42	3.81	4.16	4.35	3.89
MnO	45.95	44.32	45.30	44.33	44.63	46.69
MgO	1.62	1.62	1.66	1.71	1.82	2.06
CaO	1.49	1.23	1.71	2.33	1.74	1.55
CoO	0.07	0.00	0.07	0.01	0.12	0.06
Σ	100.84	99.00	100.68	99.94	100.42	100.46
Si	2.030	2.007	2.030	2.016	2.019	1.975
Fe2+	0.125	0.196	0.134	0.148	0.153	0.138
Mn	1.641	1.624	1.618	1.598	1.598	1.690
Mg	0.101	0.104	0.104	0.108	0.114	0.138
Ca	0.067	0.056	0.077	0.106	0.078	0.071

Formule structurale sur 6/O

TABLEAU IX. — Composition ponctuelle de la takanelite (1-6) ; (7-12) birnessites (takanelites) riches en fer évoluant en ε-MnO_2

	1	2	3	4	5	6
MnO_2	70.90	76.88	79.13	80.09	80.31	80.52
Fe_2O_3	0.49	0.43	0.40	0.45	0.71	0.48
CaO	3.98	4.86	4.78	4.71	4.86	4.84
MgO	1.62	2.15	2.15	2.47	2.23	2.34
Na_2O	0.18	0.10	0.19	0.12	0.13	0.04
SiO_2	10.81	3.62	2.23	0.19	1.53.	1.85
CoO	0.03	0.01	0.09	0.07	0.09	0.00
H_2O	10.90	10.51	10.52	10.32	10.32	10.65
Σ	98.91	98.56	99.49	98.42	100.18	100.72
Mn^{4+}	5.38	6.05	6.22	6.42	6.27	6.26
Fe^{3+}	0.04	0.03	0.03	0.03	0.06	0.04
Ca	0.46	0.59	0.58	0.58	0.58	0.58
Mg	0.26	0.36	0.36	0.42	0.37	0.39
Na	0.03	0.02	0.04	0.02	0.02	0.01

	7	8	9	10	11	12
MnO_2	69.84	69.70	68.93	67.84	62.79	58.47
Fe_2O_3	7.31	7.70	9.25	10.31	16.78	22.30
CaO	7.40	7.61	7.21	6.94	4.49	4.14
MgO	1.07	1.10	1.04	0.89	0.65	0.25
Na_2O	0.03	0.05	0.05	0.00	0.00	0.00
SiO_2	0.21	0.34	0.28	0.27	1.04	0.83
CoO	0.02	0.00	0.07	0.00	0.12	0.02
H_2O	12.31	12.37	12.41	12.27	12.20	12.05
Σ	98.19	98.87	99.24	98.52	98.07	98.06
Mn^{4+}	5.87	5.83	5.74	5.72	5.32	5.02
Fe^{3+}	0.66	0.70	0.83	0.94	1.55	2.08
Ca	0.96	0.98	0.93	0.90	0.59	0.55
Mg	0.19	0.19	0.18	0.16	0.12	0.04
Na	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00

Formule sur 14/O, $5H_2O$

de cet oxyde. La birnessite évolue rapidement en nsutite (γ - **MnO_2**) ; ces deux phases forment ensemble des concrétions (fig. 12).

Nous avons constaté, lorsque la birnessite est issue de l'oxydation d'une rhodochrosite riche en fer et de surcroît associée à des sulfures de fer en voie d'oxydation, que sa composition ponctuelle (tabl. IX) conserve le trait géochimique du carbonate et qu'elle évolue vers une

nsutite (γ - MnO_2) particulièrement désordonnée ; le réseau de la nsutite représente un empilement compact hexagonal d'ions O^{2-} ; les lacunes de coordination octaèdrique entre les ions O^{2-} sont remplies par les ions Mn^{4+} et des doubles chaînes d'octaèdres se forment ainsi, constituant une structure de type diaspore/goethite. Les travaux de synthèse ont mis en évidence qu'une oxydation trop rapide ne permet pas l'organisation normale des ions Mn^{4+} ; sur les clichés aux rayons X des oxydes analysés ici, on remarque seulement la participation des O^{2-} aboutissant à une symétrie pseudo-hexagonale identique à celle du ε - MnO_2, (DE WOLFF *et al.*, 1978). Cet oxyde métastable est très actif comme électrode cathodique, il est utilisé dans l'industrie des piles sèches sous le nom de FARADISER M, avec le γ - MnO_2 désigné sous le nom de FARADISER WS. L'association de ces deux oxydes dans les grands gisements ainsi que leur conditions de formation n'ont jamais été signalées.

CONCLUSIONS

Pour BALAN (1976), les dépôts cambriens, représentés essentiellement par des carbonates, hydroxydes et sulfures, ont subi un métamorphisme successif pendant les orogenèses baïkalienne, hercynienne et alpine. Ce polymétamorphisme est accompagné d'une métasomatose sodique et d'une activité hydrothermale. L'altération des dépôts manganésifères commence au Crétacé supérieur.

Les processus de remplacement et d'oxydation des silicates et des carbonates n'apparaissent pas d'une manière très nette dans les concentrations de Oiţa. On notera cependant que, pour chacun de ces deux processus, nous avons pu mettre en évidence la présence d'une phase différente de MnO_2 : c'est ainsi qu'une cryptomélane pure caractérise le processus de remplacement des grenats, alors que des termes intermédiaires entre la cryptomélane et la hollandite remplacent des amphiboles. La birnessite (la takanelite) est le produit de l'oxydation des carbonates et de la pyroxmangite-rhodonite. L'évolution de la birnessite à l'échelle du gisement semble dépendre de la concentration en fer du milieu ; la présence de la phase ε - MnO_2 correspond à l'évolution d'un produit d'oxydation des carbonates riches en fer, alors que la prédominance de la nsutite (γ - MnO_2) indique l'évolution d'un produit moins riche. La présence et l'importance des termes de la série de la cryptomélane-hollandite dans le gisement de Oiţa sont liés à la circulation des solutions tardives enrichies, non seulement en manganèse, mais aussi en potassium et en baryum.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AKMOTO, S. & Y. SYONO, 1972. — High pressure transformations in $MnSiO_3$. *Am. Mineralogist.*, **57** : 76-84.

BALAN, M., 1976. — Mineralogia zacamintelor manganifere de la Iacobeni. Ed. Academiei, 123 p., Bucarest.

BONATTI, E., T. KRÄMER & H. RYDELL, 1972. — Classification and genesis of sub-marine iron manganese deposits. *In* : Ferromanganese deposits on the ocean floor (D. HORN, ed.). *Natn. Sci. Stud.*, Washington : 140-165.

BORISHANSKAYA, S. S., G. A. KRUTOV & A. S. MAKHMUDOV, 1965. — Alloclastite from south Doshkesan iron-ore (Azerbaydztan). *Doklady Acad. Sci.*, USSR (A. G. T. Eng. Trans.) **161** : 136-138.

CHOPIN, C., 1978. — Les paragenèses réduites ou oxydées de concentrations manganésifères des « schistes lustrés » de Haute-Maurienne (Alpes françaises). *Bull. Soc. fr. minéral.*, **101** : 514-531.

CRAIG, J. M., D. J. SANDHAUS & R. E. GUY, 1985. — Pyrophanite $MnTiO_3$ from Sterling Hill, New Jersey. *Can. Mineralogist.*, **23** : 491-494.

IANOVICI, V., 1956. — Informations générales sur les gisements de minerai de manganèse de la Roumanie, Symp. manganeso., XXe Congr. Geol. intern., **5** : 349-373.

ITO, J., 1972. — Rhodonite-pyroxmangite peritectic along the join $MnSiO_3$-$MgSiO_3$ in air. *Am. Mineralogist.*, **57** : 865-876.

LEAKE, B. E., 1978. — Nomenclature of amphiboles. *Mineralog. Mag.*, **42** : 533-563.

MARESCH, W. V., & A. MOTTANA, 1976. — The pyroxmangite-rhodonite transformation for the $MnSiO_3$ composition. *Contr. Mineral. Petrol.*, **55** : 69-80.

MAUREL, C., & P. PICOT, 1973. — Sur le mécanisme de la transformation de l'alloclastite en cobaltite : cas du gisement du Lautaret. *Bull. Soc. fr. Minér. Cristallogr.*, **96** : 292-297.

MOMOI, H., 1968. — Some manganese pyroxenoids (en japonais). *J. Miner. Soc.*, Japan, spec. issue, **2** : 1-5.

— 1974. — Hydrothermal crystallization of $MnSiO_3$ polymorphs. *Mineralog. Mag.*, 359-373.

MOTTANA, A., 1986. — Blueschist-facies metamorphism of manganiferous cherts : A review of the alpine occurrences. *Mem. geol. Soc. Am.*, **164** : 267-299.

PERSEIL, E.-A., & G. GRANDIN, 1985. — Altération supergène des protores à grenats manganésifères dans quelques gisements d'Afrique de l'Ouest. *Mineral. Deposita*, **20** : 211-219.

PERSEIL, E.-A., & L. LATOUCHE, 1989. — Découverte de microstructures de nodules polymétalliques dans les minéralisations manganésifères métamorphiques de Falotta et de Parsettens (Grisons - Suisse) *Mineral. Deposita*, **24** : 111-116.

PETERS, Tj., 1984. — Geochemie der Oberhalbsteiner und einiger weiterer penninischer Manganvorkommen. *Beitr. Geol. Karte Schweiz, Geotech.* **27**, ser. 64 : 82-90.

PETRUK, W., D. C. HARRIS & J. M. STEWART, 1971. — Characteristics of the arsenides, sulpharsenides, and antimonides. *Can. Mineralogist.*, **11** : 150-186.

PINET, M., & D. C. SMITH, 1985. — Petrochemistry of opaque minerals in eclogites from the western gneiss region, Norway, 1. Petrology of the Oxide microassemblages. *Chemical Geology*, **50** : 225-249.

POLUSHKINA, A. P., & G. A. SIDORENKO, 1963. — Une variété structurale de cobaltite. *Doklady. Acad. Sci. USSR*, **153** : 1420.

SANDULESCU, M., 1975. — Essai de synthèse structurale des Carpathes. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **27** (7) : 299-358.

— 1984. — Geotectonica României. Editura technica, Bucuresti, 336 p.

SMITH, D. C., & M. PINET, 1985. — Petrochemistry of opaque minerals in eclogites from the western gneiss region, Norway ; 2. Chemistry of the ilmenite mineral group. *Chemical Geology*, **50** : 251-266.

VODA, A., & D. VODA, 1989. — Métallogénèse alpine dans la zone cristallino-mésozoïque des Carpates-Orientales (Roumanie). *Carp.-Balk. Géol. Assoc.*, XVIe Congrès Carpato-Balkanique, Sofia. Abstracts : 1391-1394.

WOLFF, M. DE, J. W. VISSER, R. GIOVANOLI & R. BRÜTSCH, 1978. — Über ε-Mangandioxid. *Chimia*, **32** (7) : 257-259.

Manuscrit reçu le 12 avril 1994.
Manuscrit révisé reçu le 23 juin 1994.

Achevé d'imprimer le 21 juillet 1995.

Le Bulletin du 1er trimestre de l'année 1994 a été diffusé le 30 juin 1994.

IMPRIMERIE F. PAILLART, B.P. 109, 80103 ABBEVILLE — (D. 9172)
DÉPÔT LÉGAL : 3e TRIMESTRE 1995.

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page). Joindre, si possible, la disquette avec le nom du logiciel utilisé.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — Gayet (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

T. 52 — Russell (D. E.) et Zhai Ren-Jie. — The paleogene of Asia : Mammals and stratigraphy. 1987, 490 p., 232 cartes, croquis et coupes stratigraphiques.

T. 53. — Russell (D. E.), Santoro (J. P.) et Sigogneau-Russell (D.). — Teeth revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 1988, 470 p., tabl. et illustr.

T. 54. — Véran (M.). — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels. 1988, 113 p., 38 fig., 6 tabl., 7 pl. phot.

T. 55. — Busson (G.) (Coordonné par). — Évaporites et Hydrocarbures. 1988, 138 p., 50 fig., 5 tabl.

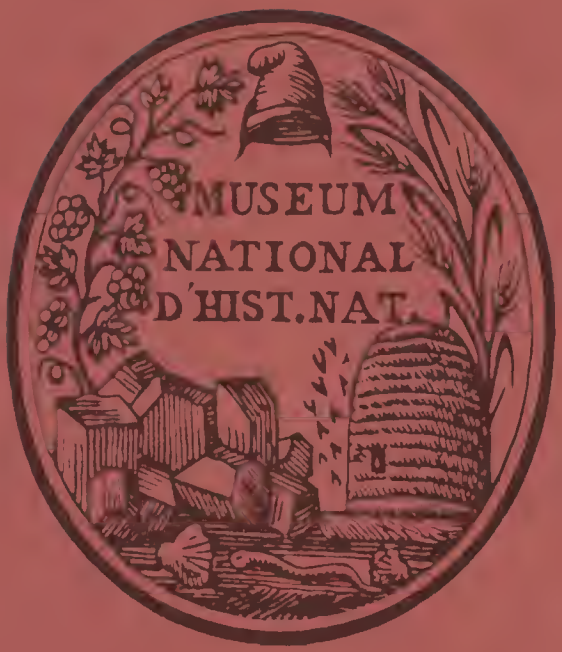
T. 56. — Saint-Martin, J.-P. — Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. 1990, 366 p., 160 fig., 32 tabl., 10 pl. phot.

Réimpression

T. 10. — Roger (J.). — Buffon, « Les Epoques de la nature ». Édition critique. 1988, 495 p. (1er édit. 1962).

Ouvrages disponibles

au Service de vente des Publications du Museum 57, rue Cuvier, 75005 Paris (vente en France et Dom-Tom) *à Universal Book Services P.O. Box 321, 2300 AH Leiden, The Netherlands* (vente à l'étranger)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.